

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra fyzické geografie a geoekologie



**Diplomová práce**

**VLIV ORIENTACE SVAHU NA SEZÓNÍ RŮST STROMŮ  
V EKOTONU HORNÍ HRANICE LESA**

**EFFECT OF SLOPE ASPECT ON INTRA-ANNUAL GROWTH OF TREES IN THE  
TREELINE**

**Bc. Šárka Zákravská**

**Praha 2013**

**Vedoucí diplomové práce: Mgr. Václav Tremel, Ph.D.**

## **Zadání diplomové práce**

### **Téma práce: Vliv orientace svahu na sezónní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa**

#### **Cíle práce**

1. Zjistit průběh a trvání hlavních fází tvorby dřeva smrku ve vegetačním období;
2. Zjistit mikroklimatické rozdíly mezi severním a jižním svahem;
3. Určit teplotní rozmezí a teplotní limity (teploty vzduchu, půdy), ve kterých probíhají jednotlivé fáze tvorby dřeva;
4. Zjistit rozdíly v intenzitě tvorby dřeva v závislosti na orientaci svahu.

#### **Použité pracovní metody, zájmové území, datové zdroje**

Studované území: Krkonoše, dvě plochy se založeným teplotním měřením teplot půdy, vzduchu, povrchu kmene; jedna plocha na jižním a druhá na severním svahu na horní hranici lesa.

Metody: (1) odběr vzorků – v týdenních intervalech odběr mikrosond z deseti stromů na každé ploše, a to od dubna do září (ve spolupráci se školitelem); (2) nejpozději do 8 týdnů po odběru vzorky nařezat a připravit trvalé preparáty; (3) na každém řezu spočítat šířku vytvořeného letokruhu a počty následujících buněk: buňky v kambiální zóně, buňky ve fázi růstu, buňky ve fázi tloustnutí buněčné stěny, buňky ve fázi dospělosti; (4) na konci vegetačního období z každého stromu odebrat vývrty za účelem vytvoření růstové křivky a zjištění stáří; (5) zjištěný vývoj tvorby dřeva analyzovat v závislosti na průběhu teplotních charakteristik ve vegetačním období, na orientaci svahu.

Datum zadání: 15. 11. 2011

Jméno studenta: Šárka Zákravská

Podpis studenta:.....

Jméno vedoucího práce: Václav Tremel

Podpis vedoucího práce: .....

## **Vliv orientace svahu na sezónní růst stromů v ekotonu horní hranice lesa**

### **Abstrakt**

Diplomová práce se věnuje odezvě růstu stromů na mikroklimatické rozdíly na severních a jižních svazích horní hranice lesa. Součástí práce je vysvětlení, průběh a načasování xylogeneze, představení specifických podmínek na horní hranici lesa a vlivu orientace svahu vůči slunečnímu záření. Cílem praktické části diplomové práce bylo zjistit průběh, načasování a vliv teplotních podmínek na xylogenezi smrku ztepilého (*Picea abies*) na dvou lokalitách s opačnou expozicí v dole Bílého Labe. Za tímto účelem byly odebírány mikrovzorky pomocí nástroje Trephor v období od 26. dubna do 25. září 2012, které byly dále zpracovávány v dendrochronologické laboratoři. Ze získaných vzorků bylo zjištěno načasování jednotlivých fází xylogeneze a posouzen jejich vztah k teplotním podmínkám. Výsledky poukazují na vliv teploty vzduchu při zahájení dělení kambiálních buněk a vývoji počtu zvětšujících se buněk v první části vegetačního období. Klimatická charakteristika obou lokalit byla podobná, větší rozdíly v teplotách byly zaznamenány na začátku a na konci sledovaného období.

**Klíčová slova:** mikroklima, expoziční efekt, horní hranice lesa, xylogeneze, Krkonoše

## **Effect of slope aspect on intra-annual growth of trees in the treeline**

### **Abstract**

This diploma thesis is focused on microclimatic differences at treelines on north-facing and south-facing slopes and their effect on tree growth. Thesis contains an overview of factors affecting development and timing of xylogenesis. The effects of slope orientation on treeline in relation to exposure effect are mentioned as well. The aim of the practical part of diploma thesis was to determine development, timing and the impact of temperature characteristics on xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies*) on two localities with opposite slope aspect. Locations were situated in the Důl Bílého Labe valley, Krkonoše Mountains. Xylogenesis was studied using sections of micro-cores. Microcores were sampled every 10 days during the growing season. They were subsequently analyzed in dendrochronological laboratory. My results show that influence of air temperature recorded at the start of cambial cell division and the development of enlarging cells in the first part of the growing season. Climatic characteristics of both sites was similar, larger differences in temperatures were recorded at the beginning and at the end of the reference period.

**Key words:** microclimate, exposure effect, xylogenesis, treeline, Giant Mountains

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a pramenů uvedených v seznamu použité literatury.

V Praze dne:

Podpis:

## **Poděkování**

Děkuji panu Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D. za trpělivé vedení této práce, podmětné rady, připomínky a pomoc s odběrem vzorků. Dále bych chtěla poděkovat správě Krkonošského národního parku za povolení ke vstupu na zájmové lokality.

## **OBSAH**

1. Úvod .....	7
1.1 Xylogeneze .....	8
1.2 Horní hranice lesa .....	21
1.3 Vliv orientace svahu vůči slunečnímu záření na vegetaci .....	29
2. Fyzickogeografická charakteristika území .....	30
3. Metodika .....	37
4. Výsledky .....	45
5. Diskuze .....	54
6. Závěr .....	60
7. Seznam použité literatury .....	62
8. Seznam použitých zkratk .....	69
9. Přílohy .....	70

## 1. Úvod

Podle poslední zprávy Mezivládního panelu pro klimatickou změnu (IPCC 2007) došlo během posledních sta let (1906-2005) k průměrnému zvýšení teploty o 0,74 °C (0,56-0,9 °C). Ke zvyšování teploty dochází hlavně ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách. Klimatické modely predikují čtenější výskyt extrémního počasí ve střední Evropě během následujících dekád (IPCC 2007).

Podle zprávy European Environmental Agency (2004) se mezi lety 1962-1995 prodloužila vegetační sezóna v průměru o 10 dní a produktivita rostlin se zvýšila o 12 %. Zvýšení teploty a prodloužení vegetační sezóny zvyšuje riziko nedostatku vláhy. Díky prodloužení vegetační sezóny bude docházet k produkci většího množství biomasy v oblastech limitovaných teplotou (tedy ve vyšších zeměpisných a nadmořských výškách), naopak v nižších zeměpisných šířkách budou rostliny častěji trpět nedostatkem srážek během delší vegetační sezóny. Dle současných odhadů se očekává prodloužení vegetační sezóny o 30 % během následujících 100 let v boreálním regionu (Skandinávie a severu Ruska). Naopak v jižní Evropě bude pravděpodobně o 13 % méně srážek a o 8 % delší vegetační sezóna (EEA 2004). Prodlužování vegetační sezóny bylo prokázáno například v práci Bandecká a kolektivu (2004 in Deslauriers et al. 2008), kteří uvádí, že trend jarní fenologie se v průběhu 20. století změnil a vegetační sezóna začíná v Evropě o 5,4 dne dříve. Menzel a Fabian (1999) při studiu fenologie v Evropě zjistili, že od 60. let 20. století došlo k prodloužení vegetační sezóny o 10,8 dne, přičemž jaro začíná o 6 dní dříve a podzim končí o 4 dny později. Na základě klimatických dat ze Sněžky bylo zjištěno zkrácení zimního období o 14 dní za 100 let, prodloužení přechodných období a celkové zvýšení množství získaného tepla během vegetační sezóny (Dubická & Głowicki 2000).

Klimatická změna sebou nese lokální i globálních environmentálních změn, které mohou ohrozit některé druhy natolik, že by mohly úplně vymizet. Jak budou jednotlivé druhy a ekosystémy odpovídat na klimatickou změnu je důležité pro management, nejen v ochranné problematice. Podle McCartyho (2001) je nejdříve potřeba pochopit reakce organismů na současné ekologické změny a poté vytvářet modely do budoucnosti. Díky vysoké citlivosti dřevin na měnící se environmentální podmínky (Fritts 1976), můžeme získat jejich studiem cenné poznatky, neboť zvýšení teploty přináší změny v růstu a produkci dřeva v celých lesních ekosystémech (Deslauriers et al. 2008). Dřeviny nejsou citlivé pouze na

teplotu a srážky, ale také na změny koncentrace CO<sub>2</sub> (McCarty 2001), která ovlivňuje růst a respiraci dřevin (Keeling et al. 1996). Za výborné indikátory klimatických změn jsou považovány stromy rostoucí v ekotonu horní hranice lesa, neboť je jejich růst teplotně limitován (Theurillat & Guisan 2001).

Vliv teploty vzduchu a půdy na sezónní tvorbu dřeva byl jeden z cílů této práce. Dalšími cíly bylo zjištění délky období tvorby letokruhu a délky jednotlivých fází přirůstání dřeva a v neposlední řadě porovnání a interpretování expozičních rozdílů mezi stanovišti ležícími v ekotonu horní hranice lesa.

V první části diplomové práce představím proces tvorby dřeva (xylogenezi), faktory, které ji mohou ovlivňovat a načasování a průběh xylogeneze. Dále se budu zabývat horní hranicí lesa, růstem stromů na horní hranici lesa a expozičním vlivem na vegetaci. V praktické části diplomové práce představím výsledky, které jsem získala z odebraných vzorků z Krkonoš, pokusím se je analyzovat a interpretovat.

## **1.1 Xylogeneze**

Strom je tvořen vegetativními orgány (kořeny, kmenem a listy) a reprodukčními orgány (květy, plody a semeny, Fritts 1976). Každý z těchto orgánů je tvořen pletivem, což jsou soubory vzájemně spojených buněk, které se odlišují tvarem a funkcí. Vodivá pletiva tvoří souvislý systém, který prostupuje celé tělo dřeviny, a transportují látky na velké vzdálenosti (Votrubová 2010). Skládají se ze dvou částí z xylému a floému, která jsou složená z vodivých elementů, parenchymatických a sklerenchymatických buněk. Xylém transportuje vodu, organické a anorganické látky od kořene až po vrchol stromu. Cévní elementy xylému jsou tvořené tracheidami a tracheálními články, které se spojují do cév. Floém je pletivo specializované na transport asimilátů (Votrubová 2010).

Metabolity jako jsou uhlovodíky a dusík poskytují energii a stavební materiál pro růst rostlin, naopak vnitřní hormony regulují růst, dělení a vývoj rostlin. Hormony se syntetizují v různých částech rostlinného těla, nicméně primárním zdrojem je apikální meristém a listy (Pallardy 2008).

Zóny, ve kterých vznikají nové buňky v rostlině, se nazývají meristémy. Na špičkách kořenů a větví se nachází apikální meristém, který umožňuje růst do délky a výšky. Laterální meristém produkuje dřevo a lýko, díky tomu dochází k růstu kmene a větví do šířky (Vaganov



et al. 2006). Mezi laterálním a apikálním meristémem existuje silný ontogenetický vztah, jelikož laterální meristém je produktem apikálního meristému (Zimmermann a Brown 1971).

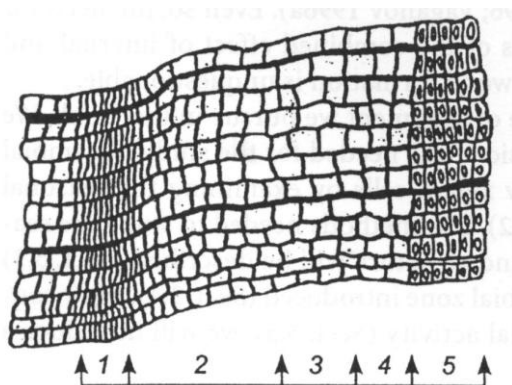
Dělením laterálního meristému kambia vznikají buňky sekundárního xylému (dřeva) a sekundárního floému (lýka), tento proces se nazývá sekundární růst, neboli **xylogeneze**. Sekundární růst začíná poté, co orgán přestane růst do délky. Kambium vzniká obvykle během prvního roku růstu z nediferencovaných prokambialních buněk, které se nachází mezi primárním xylémem a floémem (Dickinson 2000). Kambiální zóna je obvykle tvořena dvěma až čtyřmi vrstvy buněk (Fritts 1976), složených z vysoce specializovaných meristematických vláken, která tvoří soběstačný systém buněk, aktivní po celý život rostliny. Kambiální zóna je složená z mateřských xylémových buněk, kambiálních iniciál a mateřských floémových buněk. Kambiální iniciály jsou dvojího typu. Dělí se podle velikosti a tvaru na větvenovité a paprscité iniciály. Jejich poměr je u jednotlivých druhů dřevin různý. Větvenovité iniciály jsou poměrně velké, značně prodloužené, větvenovitého tvaru se zužujícími a překrývajícími konci. Bývají bohaté na různé organely a jsou silně vakuolizované (v závislosti na sezóně). Paprscité iniciály jsou menší a více či méně isodiametrické (Dickinson 2000). Kambiální buňky u jehličnanů mají větvenovitý tvar a jsou prodlouženy ve směru osy kmene (Dodds 1948 in Vaganov et al. 2006). Jejich velikost se pohybuje okolo 5 mm a obsahu  $10^{-6} \mu\text{m}^3$  (Clowes & Juniper 1968 in Vaganov et al. 2006). Kambium se nachází jak v kmeni, tak ve větvích a v kořenech. Podle polohy kambiální buňky můžeme rozlišit tři typy dělení: periklinální probíhá kolmo na poloměr kmene, k antiklinálnímu dělení dochází v rovině poloměru kmene a transverzálním dělením vznikají odvozené paprsky, parenchymatické buňky a pryskyřičné kanálky. Růst letokruhu je výsledkem periklinálního dělení buněk a jejich diferenciací (Vaganov et al. 2006).

Kambium se dělí pouze během vegetační sezóny, zahájení dělení kambiálních buněk je dáno hormonálně a značně ovlivněno teplotou. Různé analýzy dokládají, že pro začátek xylogeneze je potřebná denní teplota vzduchu nad 2-4 °C a minimální teplota kmene více než 4 °C (Rossi et al. 2007a). Kambiální aktivita vyžaduje kontinuální dodávání energie ze sacharózy, která formuje první buňky. Sacharóza se nachází v parenchymatických zásobních buňkách nebo je přímo spotřebována jako produkt fotosyntézy (Oribe et al. 2003). Odhaduje se, že průměrná teplota 6-8 °C je prahovou hodnotou pro fotoasimilaci metabolickými procesy zapojenými do růstu buněk (Rossi et al. 2007a). Začátek kambiální aktivity může být značně variabilní od začátku března do června (Deslauriers et al. 2003), v závislosti na tání

sněhu a teplotě půdy (Vaganov et al. 1999). Kambiální aktivita je spojena se začátkem růstu nových jehlic (Shiyatov 1969 in Vaganov et al. 2006). Po aktivaci dojde ke zvětšení kambiální zóny a počet buněk dosahuje svého maxima, vždy je to do 20 buněk, v průměru 15 (Vaganov et al. 2006). Existuje zde závislost mezi počtem buněk v kambiální zóně během období dormance a obdobím největší produkce xylému. Na jaře jsou stěny kambia poloprůhledné a více plastické. Protoplast se mění z viskózního polotekutého stavu do kapalného stavu, buňky se prodlužují v radiálním směru (Vaganov et al. 2006). Rychlý růst a intenzita dělení v první polovině sezóny (Skene 1971) je způsobena aktivní produkcí růstových hormonů a vysokou koncentrací asimilátů (Vaganov et al. 2006). Změna počtu kambiálních buněk je charakteristická pro každý druh (Skene 1971). Dělení kambiálních buněk přestává při vyšších teplotách než je potřeba pro jeho zahájení (Vaganov et al. 2006). Ačkoliv dochází k ukončení dělení buněk, procesy jako zvětšování buněk, formování buněčných stěn a jejich lignifikace nově vzniklých buněk, probíhají často i na podzim (Rossi et al. 2007a). Během období dormance obsahuje kambiální zóna nejméně buněk - obvykle 4-6, nikdy ne více než 10 (Vaganov et al. 2006). Roční přírůst buněk pozorovaný v mírném a boreální pásu severní polokoule může být znázorněn pomocí S křivky (Schmidt et al. 2004 in Rossi et al. 2007a). Na začátku sezóny dochází k pomalému růstu, následuje zrychlení až do období maximálního růstu a následně opět snižování rychlosti (Rossi et al. 2007a). Začátek a konec růstu je spojován s fotoperiodou (Partanen et al. 2001).

Poměr xylému a floému se liší dle druhu stromu, jeho vitality a environmentálních podmínek. Běžně je vrstva tvořená buňkami floému tenčí než vrstva tvořená buňkami xylému (Dickinson 2000). Kambium obvykle produkuje méně floému s tenkostěnnými buňkami, které jsou po skončení své činnosti komprimovány (Dickinson 2000). Anatomická struktura xylému je výsledkem stupně dělení, velikosti a tvaru buněk, uspořádání buněk, tloušťky buněčných stěn a dřevnatění. Xylém je tvořen dvěma typy buněk: oválnými parenchymatickými buňkami a velmi protáhlými tracheidami, které tvoří více než 90 % xylémových buněk (Pallardy 2008). Anatomická heterogenita je založena hlavně na variabilitě tvarů vláken pletiv a tloušťce buněčných stěn. Způsobuje rozdíly v jarním a letním dřevě, nepravé letokruhy a různé fluktuace (Schweingruber 2007). Buňky jarního dřeva mají tenké stěny, proto se na řezu jeví světlejší než letní buňky s tlustými stěnami. Změna tvorby z jarního na letní dřevo je dána hormonálně. Přechodná fáze může být náhlá i postupná, geneticky a klimaticky determinovaná (Schweingruber 2007).

Formování zralého xylému je proces, který je obvykle dělen na tři fáze. V první fázi dochází k dělení buněk, v druhé fázi rostou buňky do šířky a v poslední fázi dochází k tloustnutí a lignifikaci buněčných stěn a autolýze protoplastu. Všechny tři fáze jsou odděleny v čase a prostoru. Nicméně je obtížné určit hranice mezi jednotlivými zónami, protože zde může docházet k odchylce 1-3 buněk mezi řadami. U jarního dřeva je radiální rozměr tracheid obvykle 50-60  $\mu\text{m}$  a u letního dřeva 15-25  $\mu\text{m}$ . Během formování jarního dřeva se velikost tracheid zvětšuje 7-8x a u letního 2-3x (Vaganov et al. 2006). Po dělení mají buňky průměr v průměru 7-8  $\mu\text{m}$ . Doba růstu jarního dřeva trvá 3-4 týdny a letního pouze 1-2 týdny (Vaganov et al. 1995 in Vaganov et al. 2006). Poslední stádium diferenciaci xylémových elementů je charakteristické dokončením rigidní sekundární stěny (Vaganov et al. 2006). Sekundární stěny obsahují celulóзовé mikrofibrily, xylém, proteiny a lignin. Tloustnutí buněčné stěny je odlišné během vegetační sezóny, tracheidy jarního dřeva mají stěnu tlustou 1,5-3  $\mu\text{m}$  a letního dřeva 7-8  $\mu\text{m}$  (Vaganov et al. 2006). Během zrání buněk stromy předávají velké množství uhlíku získaného z fotosyntézy k uložení do celulóзовých mikrofibril s cílem poskytnout ho buňkám, které vytváří druhotnou stěnu (Hansen et al. 1997 in Rossi et al. 2007a).



Obrázek č. 1: Fáze formování xylému (1 – kambiální zóna, 2 – zvětšující se buňky, 3 – lignifikující buňky, 4 – dospělé buňky, 5 – buňky předchozího letokruhu, dle Vaganov et al. 2006)

#### *Vnitřní a vnější faktory ovlivňující xylogenezi*

Šířka letokruhu, délka buňky a hustota dřeva charakterizuje změny během vegetační sezóny. Celková produkce buněk v letokruhu závisí na počtu buněk v kambiální zóně (Vaganov et al. 1985 in Vaganov et al. 2006). Počet buněk v kambiální zóně je závislý na vnitřních faktorech a vnějších environmentálních podmínkách (Vaganov et al. 2006). Ve

stejných podmínkách je velikost kambialní zóny vždy větší u dominantních stromů (Wilson & Howard 1968). Průměrná délka buněčného cyklu se mění v průběhu vegetační sezóny. Buněčný cyklus je obvykle kratší u jarního dřeva a delší u dřeva letního a hlavně na konci vegetační sezóny. Sezónní periodicitu a rytmus biologických procesů u dřevin je ovlivňován environmentálními fluktuacemi během ročního cyklu. Stupeň ovlivnění sezónním rytmem se u jednotlivých druhů liší, nezanedbatelný vliv mají lokální podmínky (Vaganov et al. 2006).

Genetické faktory jsou jedním z hlavních faktorů ovlivňujících dělení buněk. Rozdíly mezi jednotlivými druhy nejsou pouze v načasování začátku dělení buněk, ale také v sezónní dynamice a rychlosti růstu (Vaganov et al. 2006). Mezi významné vnitřní faktory řadíme věk a zdravotní stav jedince (Gryc et al. 2012). Buňky dřeva tvořené mladým kambiem mají menší rozměr a menší tloušťku stěn, menší hustotu a větší poměr jarního ku letnímu dřevu (Telewski & Lynch 1991). Mladé kambium je charakteristické vysokou aktivitou, produkuje více nových buněk a má široké roční letokruhy (Vaganov et al. 2006). Mladé buňky jsou daleko zranitelnější mrazem a dalšími nepříznivými podmínkami (Schweingruber 2007).

Z fyzicko-geografických faktorů je nejdůležitější klima a reliéf. Růst stromů ovlivňuje široké spektrum environmentálních faktorů: teplota, vlhkost, zástín, vítr, oheň, napadení hmyzem, znečištění, sněhové laviny, management lesa a lokální kompetice (Vaganov et al. 2006). Teplota je nejvýznamnější faktor pro růst stromů v temperátní a boreální zóně (Schweingruber 1996, D'Arrigo et al. 2004). Podle Körnerovy hypotézy limitace růstu je nízká teplota limitující pro produkci nových buněk bez ohledu na intenzitu fotoasimilace (Körner 1998). Sezónní dynamika teploty má silný vliv na formování letokruhů a produkci tracheid (Rossi et al. 2007a). Vysoká teplota během první části vegetační sezóny vede k formování širší kambialní zóny, tedy vyšší produkci buněk (Vaganov et al. 2006). V chladných oblastech (ve vysokých výškách nebo šířkách) se mohou v letním dřevě vyskytovat tzv. „light rings“ (buňky se slabou buněčnou stěnou – mrazové letokruhy), způsobené náhlým a prudkým ochlazením na konci léta nebo na začátku podzimu (Filion et al. 1986 in Vaganov et al. 2006). Změny ve struktuře jarního a letního dřeva jsou zapříčiněny extrémami a krátkodobými klimatickými oscilacemi během vegetační sezóny (Schweingruber 2007).

Lokální reliéf má silný vliv na termální režim. Na jižních svazích je mnohem více solární energie. Intenzita slunečního záření a délky dne má pozitivní vliv na hustotu dřeva a velikost buněk (Vaganov et al. 2006).

Mezi hlavní půdní faktory ovlivňující růst stromů patří teplota a vodní režim půdy, obsah živin (Vaganov et al. 2006) a provzdušnění (Pallardy 2008). Sezónní dynamika teploty v horní vrstvě půdy je velmi blízká teplotě vzduchu (Zhang et al. 2001) a je silně ovlivněna mechanickými vlastnostmi půdy a vegetačním pokryvem, který modifikuje teplotní výměnu mezi vzduchem a půdou. Teplota je důležitý ekologický faktor. Nízká teplota může zamezovat získávání vody z půdy a má vliv na růst kořenů (Pallardy 2008). Pokud dojde k obohacení minerálně chudých půd dusíkem, má to za následek okamžité zrychlení růstu, šířky jarního i letního dřeva, pouze tloušťka stěn u letního dřeva se zmenšuje (Vaganov et al. 2006). Nízká půdní vlhkost může být příčinou předčasného konce růstové sezóny (Fritts 1976). Špatně odvodněné půdy se na jaře hůře ohřívají (Pallardy 2008).

Sucho je významný environmentální faktor způsobující vodní deficit rostlin. Vodní deficit může nastat i z důvodu nadměrné transpirace nebo zabráněním příjmu vody díky zmrzlé půdě. Zda rostlina přežije období sucha, závisí na jejich fenologických, morfologických a fyziologických faktorech. Ty jsou pro různé druhy odlišné. Vodní stres způsobuje zmenšení velikosti tracheid a celkové šířky letokruhu (Vaganov et al. 2006).

#### *Načasování a průběh xylogeneze a fenofáze*

Z tabulky č. 1 je patrné, že xylogeneze probíhá v Evropě v období od dubna do září. Její zahájení a ukončení závisí na mnoha faktorech (nadmořská výška, teplota, srážky, atd.). Z vybraných studií bylo zahájení kambiální aktivity pozorováno nejdříve na začátku dubna (2007) na borovici lesní (*Pinus sylvestris*) v údolí řeky Inn v Tyrolsku (AT) v nadmořské výšce 750 m n. m., pro tuto oblast je typické relativně kontinentální klima (Gruber et al. 2010). V druhé polovině dubna (mezi 16. až 30. dubnem) byla xylogeneze zahájena na smrku ztepilém (*Picea abies*) v lokalitě Rájec-Němčice (CZ) ve středních nadmořských výškách (600-660 m n. m., Gryc et al. 2011) a na svazích hory Patscherkofel (AT, v roce 2007) v ekotonu horní hranice lesa (1950-2180 m n. m.). Na této lokalitě byly vzorky odebírány z borovice limby (*Pinus cembra*), smrku ztepilého a modřínu opadavého (*Larix decidua*). Během jarních měsíců je místní klima silně ohříváno teplým a suchým větrem (fénem, Gruber et al. 2009). Na konci dubna byla zahájena kambiální aktivita v nížinaté oblasti (350 m n. m.) na lokalitě Sorsko Polje (SI) na smrku ztepilém (Gričar & Čufar 2008) a v údolí řeky Inn (v roce 2008, Gruber et al. 2010). Nejčastější začátek kambiální aktivity byl pozorován v květnu, na začátku května byla zahájena kambiální aktivita na mladých smrcích ztepilých v nízko

položené (pouhých 90 m n. m.) lokalitě Hoxmark (NO, Gryc et al. 2012) a v nižších polohách na lokalitě Lötschental (CH) na modříních opadavých (Moser et al. 2009). Následně se v polovině května začaly dělit kambiální buňky v oblasti Cortina d'Ampezzo (IT) ve vysokých nadmořských výškách (2080 m n. m.) na horní hranici lesa, konkrétně na smrku ztepilém (Rossi et al. 2006a), na smrku ztepilém na východních svazích Krušných hor (DE, v roce 2007, Bäucker et al. 1998) a v oblasti masivu Pollino (IT, v roce 2003) na borovici bělokoré (*Pinus leucodermis*) ve vysoké nadmořské výšce (2100 m n. m., Deslauriers et al. 2008). Na konci května byla zjištěna kambiální aktivita v horské lokalitě Pokljuka (SI) na smrku ztepilém (Gričar & Čufar 2008) a na jedincích *Pinus mariana* v boreálním lese v oblasti Saquenay-Lac-Saint-Jean (CA) ve středních nadmořských výškách (500-700 m n. m., Rossi et al. 2012) a ve vyšších polohách v lokalitě Lötschental (CH, Moser et al. 2009). Na začátku června se kambiální buňky začaly dělit na východních svazích Krušných hor (DE, v roce 1996), zde bylo pozdní dělení způsobeno velmi chladným jarem (Bäucker et al. 1998), podobně jako na lokalitě Patscherkofel (AT, v roce 2006, Gruber et al. 2009) a v oblasti masivu Pollino (IT, v roce 2004, Deslauriers et al. 2008). Nejpozději byla kambiální aktivita zahájena na smrku ztepilém na lokalitě Ruotsinkylä (FI), která leží v nadmořské výšce pouze 45 m n. m., ale ve vysokých zeměpisných šířkách (Mäkinen et al. 2003).

Kambiální aktivita svého vrcholu dosahovala většinou v květnu nebo červnu. Výjimečný byl rok 2007 v poměrně teplém údolí řeky Inn (AT), kde byla maximální kambiální aktivita zaznamenána už na přelomu dubna a května (Gruber et al. 2010). Na začátku května téhož roku (2007) byl zjištěn maximální počet buněk na nedaleké lokalitě na masivu hory Patscherkofel (AT, Gruber et al. 2009). O dva týdny později byla pozorována maximální kambiální aktivita na téže lokalitě o rok později (v roce 2008, Gruber et al. 2009). Na přelomu května a června bylo pozorováno maximální množství kambiálních buněk na vysokohorské lokalitě Cortina d'Ampezzo (IT, Rossi et al. 2006a) i v nízko položené severské lokalitě Hoxmark (NO, Gryc et al. 2012). V polovině června byla pozorována maximální kambiální aktivita na alpských lokalitách Patscherkofel (AT, v roce 2007, Gruber et al. 2009), Lötschental (CH, v roce 2003, Moser et al. 2009). Až na konci června dosáhla svého maxima kambiální aktivita na lokalitě Lötschental (CH, v roce 2004, Moser et al. 2009). Maximální počty kambiálních buněk se pohybovaly mezi 10-14 buňkami (Rossi et al. 2006a, Deslauriers et al. 2008, Gričar & Čufar 2008). Nejvíce kambiálních buněk bylo zjištěno na přelomu května a června nebo v červnu (Rossi et al. 2006a, Gryc et al. 2012, Mäkinen et al. 2003).

Synchronizování kambiální aktivity s fotoperiodou je časté hlavně u stromů rostoucích v chladných podmínkách. Vrcholem produkce dřeva je konec června (kulminace okolo letního slunovratu), kdy je délka dne maximální (Rossi et al. 2006a). K maximálnímu růstu však dochází častěji před letním slunovratem než po něm. Velká produkce buněk začátkem léta zaručuje rostlině dostatek času před zimou na kompletní dělení, formování buněčných stěn a dřevnatění (Rossi et al. 2006a). Teplota je důležitá pro metabolickou aktivitu, produkci a dělení buněk, zatímco fotoperioda působí jako signál vedoucí k načasování maximálního růstu a synchronizaci radiálního růstu na roční úrovni (Rossi et al. 2007a).

Kambiální aktivita byla ukončována v období červenec až začátek září, nejčastěji však během srpna. Nejdříve byla kambiální aktivita ukončena v lokalitě Sorsko Polje. Takto brzké ukončení činnosti je vysvětlováno vodním stresem, neboť zde v průběhu vegetační sezóny spadlo v průměru pouze 55 mm srážek za měsíc (Gričar & Čufar 2008). Během srpna byla ukončena kambiální činnost na horských lokalitách Cortina d'Ampezzo (Rossi et al. 2006a), Lötschental (Moser et al. 2009), Pokljuka (Gričar & Čufar 2008), na nižších východních svazích Krušných hor (v roce 1997, Bäucker et al. 1998), ale také na severské lokalitě Ruotsinkylä (Mäkinen et al. 2003). Na přelomu srpna a září byla ukončena kambiální aktivita na lokalitě Rájec-Němčice (Gryc et al. 2011). Na začátku září bylo pozorováno ukončení dělení kambiálních buněk na norské lokalitě Hoxmark (Gryc et al. 2012) a na východních svazích Krušných hor (v roce 1996, Bäucker et al. 1998).

Z komparační studie Rossiho a kolektivu (2008), která porovnávala průběh xylogeneze na 10 místech v Evropě a Severní Americe, konkrétně se jedná o tyto lokality: Itálie (Cinque Torri, Pollino, Val di Susa), Slovinsko (Sorsko Polje, Pokljuka), Finsko (Vanttauskoski, Laanila) a Kanada (Liberal) vyplývá, že kambiální aktivita probíhala nejkratší dobu ve Finsku (50 dní) a nejdéle ve Slovinsku (100 dní). Doba diferenciací xylému byla od 97 do 152 dní. Během velmi teplého a suchého roku 2003 byla kambiální aktivita v okolí masivu Pollino o 10 dní kratší než následující rok, naopak doba tloustnutí buněčných stěn byla delší v roce 2003 (Deslauriers et al. 2008). Na jednotlivých lokalitách bylo během vegetační sezóny vytvořeno 5-95 nových buněk. Velice variabilní byla produkce ve středních nadmořských výškách (500-700 m n. m.) v kanadském boreálním lese na jedincích *Pinus mariana* a to od 5 do 58 buněk (Rossi et al. 2012). Ve Slovinsku na nížinné lokalitě Sorsko Polje bylo na smrku ztepilém vytvořeno 29-36 nových buněk, na lokalitě Pokljuka ve vyšších nadmořských výškách a s větší vlhkostí vytvořily smrky ztepilé za vegetační sezónu 37-46 nových buněk

(Gričar & Čufar 2008). Podobné výsledky byly zaznamenány v Itálii, kde ve vysokohorské oblasti Cinque Torri tvořil smrk ztepilý 60 nových buněk a na sušší lokalitě Val di Susa modřín opadavý pouze 19 nových buněk (Rossi et al. 2008). Nejvíce nových buněk (45-95) vzniklo na mladých smrcích ztepilých na severské lokalitě Hoxmark v Norsku (Gryc et al. 2012).

Ve vybraných studiích autoři často porovnávali kambiální aktivitu, množství nových buněk s teplotou. Silná korelace mezi formováním buněk a denní teplotou hlavně během nejteplejšího období byla pozorována na severské lokalitě Ruotsinkylä (Mäkinen et al. 2003), také na alpské lokalitě Patscherkofel byl zjištěn vztah mezi maximální teplotou vzduchu během léta a počtem buněk (Gruber et al. 2009). Velmi chladným jarem byl vysvětlován 40% rozdíl v množství nových buněk v letech 1996 a 1997 na východních svazích Krušných hor (Bäucker et al. 1998). Vliv teploty se prokázal i na lokalitě Lötschental, kde xylogeneze začala dříve v nižších partiích zájmového území. Zde byl pozorován větší vliv teploty na kambiální aktivitu než fotoperiody (Moser et al. 2009). V komparační studii z 10 různých míst v Evropě a Severní Americe bylo zjištěno, že kambiální aktivita byla zahájena v průměru při teplotách 8,4 °C (maximální teplota byla 13,9 °C, minimální teplota byla 4,1 °C). Kambiální aktivita končila v průměru při teplotách 13,8 °C (maximálně při 19,6 °C a minimálně při 9,9 °C) a diferenciaci buněk končila průměrně při teplotách 8,8 °C (maximálně při 13,5 °C a minimálně při 5,3 °C, Rossi et al. 2008). Přestože publikované výsledky mohou být značně ovlivněny klimatickými extrémy během zkoumaného roku, je zde zřejmý trend, že v nižších nadmořských a zeměpisných šířkách začíná xylogeneze dříve. To by odpovídalo tomu, že dělení kambiálních buněk je teplotně limitované. Körner (1998) uvádí, že kritická teplota pro růst buněk je mezi 0-10 °C. Konkrétní mezní teploty pro jednotlivé fáze xylogeneze zjistil (Dünisch et al. 2007), během svého experimentu v umělých podmínkách skleníku. Z experimentu bylo zjištěno, že kambiální buňky se dělily při teplotách vzduchu 26-8 °C a nejvíce při teplotě 22 °C. Mezi 8-18 °C byla pozorována silná korelace kambiálního dělení s teplotou vzduchu. K růstu buněk docházelo, pokud byla teplota větší než 6 °C. K sekundárnímu tloustnutí buněčných stěn při teplotě nad 5 °C a lignifikaci nad 2 °C. Rychlost zvětšování a velikost buněk s teplotou nekorelovala, kdežto rychlost tvorby sekundární stěny korelovala (Dünisch et al. 2007). Vliv teploty vzduchu a půdy na načasování a rychlost xylogeneze prokázal také Gričar et al. (2007), při svém experimentu na smrku ztepilém v městském lesíku v Lublani. Během vegetačního období jeden strom zahřívali,



druhý ochlazovali a třetí ponechali jako kontrolní. Následně bylo zjištěno, že strom, který byl oteplován, nevykazoval žádné dramatické změny v kambiální aktivitě oproti kontrolnímu stromu. Dělení kambiálních buněk u něho skončilo v první části srpna jen několik dní po ukončení dělení na kontrolním stromu. Celkově byl větší vliv oteplení v první části vegetační sezóny. Ochlazení mělo zásadní vliv na zkrácení kambiální aktivity a její zpomalení. První plně vyvinuté xylémové buňky vznikly až o měsíc později než na kontrolním stromě. Za celé vegetační období se v zahřívaném stromě vytvořilo 35 buněk, v kontrolním 27 a v ochlazovaném pouze 10 (Gričar et al. 2007).

V jednotlivých studiích se ukázalo, že na délku vegetační sezóny má kromě teploty vliv věk, vlhkost a expozice. Na alpské lokalitě Cinque Torri byly rozpoznány rozdíly v délce produkce buněk u různých věkových tříd. Trend xylogeneze byl stejný, ale načasování odlišné. Stromy nad 250 let měly kratší období xylogeneze a menší produkci tracheid. Delší xylogenetická aktivita u mladších stromů rozředuje a tlumí klimatický signál na delší periodu (Rossi et al. 2007b). Na finské lokalitě Ruotsinkylä se ukázalo, že dostatek vody má velký význam pro formování nových buněk hlavně v krátkodobém hledisku (Mäkinen et al. 2003). V alpském údolí řeky Inn byla vegetační sezóna na sušší straně o tři týdny kratší, a také zde vzniklo celkově méně nových buněk (Gruber et al. 2010). Dřívější začátek xylogeneze byl v kanadském boreálním lese pozorován na jižních lokalitách (Rossi et al. 2008), opačný trend byl překvapivě pozorován na finské lokalitě Ruotsinkylä, kde se na severních svazích zformovalo více buněk xylému než jižních, nicméně je důležité si uvědomit, že v místním málo členitém prostředí (nadmořská výška 45 m n. m.) jsou rozdíly v expozici minimální (Mäkinen et al. 2003).

S průběhem a načasováním xylogeneze úzce souvisí načasování fenofází. Neboť hormon auxin se účastní, jak reaktivace vaskulárního kambia (Larson 1969 in Rossi et al. 2009), tak i produkce nových jehlic. Výsledky výzkumu Rossi a kolektivu (2009) prováděného na modřínu opadavém, smrku ztepilém a borovici limbě v oblasti horní hranice lesa, poukazují na provázaný vztah mezi xylogenezí a fenofázemi. Bylo zjištěno, že první kambiální buňky se dělily na konci května a první tloustnutí buněčných stěn u letního dřeva probíhalo na přelomu července a srpna. U borovice a smrku docházelo k prodlužování jehlic a výhonků od půlky června do srpna, u modřínu se jehlice tvořily už od května, ale výhony se prodlužovaly později. S výjimkou modřínu opadavého docházelo nejdříve k dělení kambiálních buněk až později vznikaly nové jehlice a výhony. U všech třech druhů tloustly stěny letního dřeva až

poté, co jehlice a výhony byly prodlouženy (Rossi et al. 2009). Konec prodlužování jehlic a výhonů byl zaznamenán v červnu, kdy kambiální aktivita zpomaluje (Rossi et al. 2006a). Oddělené načasování růstu výhonů a tloustnutí buněčných stěn může reflektovat vnitřní kompetici o uhlovodíky (Rossi et al. 2009). Opačný trend byl zaznamenán na švýcarské lokalitě Lötschental, kde se jehlice modřínu opadavém objevily o 3 až 4 týdny dříve než začala xylogeneze (Moser et al. 2009).

Lokalita	Rok výzkumu	Nadmořská výška (m n. m.)	Průměrné srážky (mm)	Průměrná teplota (°C)	Dřevina	Začátek dělení buněk kambiální zóny	Ukončení dělení buněk kambiální zóny	Autoři studie
Rájec-Němčice, <b>Česká republika</b>	2009	600	717	6,5	<i>Picea abies</i>	druhá polovina dubna	konec srpna/začátek září	Gryc et al. 2011
Ruotsinkylä, jižní <b>Finsko</b>	2001	45			<i>Picea abies</i>	červen	začátek srpna	Mäkinen et al. 2003
Cortina d'Ampezzo, východní italské Alpy, <b>Itálie</b>	2002-2004	2080	1150	1,9-2,9	<i>Picea abies</i>	polovina května	konec srpna	Rossi et al. 2006a
Masiv Pollino, jižní <b>Itálie</b>	2003	2100	1557	4	<i>Pinus leucodermis</i>	polovina května	polovina července	Deslaureirs et al. 2008
Masiv Pollino, jižní <b>Itálie</b>	2004	2100	1557	4	<i>Pinus leucodermis</i>	začátek června	začátek srpna	Deslaureirs et al. 2008
Saquenay-Lac-Saint-Jean, Quebec, <b>Kanada</b>	2002-2009	500-700			<i>Picea mariana</i>	konec května	polovina června – polovina září	Rossi et al. 2012
východní část Krušných hor, <b>Německo</b>	1996	739	900	5,5	<i>Picea abies</i>	začátek června	začátek září	Bäucker et al. 1998
východní část Krušných hor, <b>Německo</b>	1997	739	900	5,5	<i>Picea abies</i>	polovina května	srpen	Bäucker et al. 1998
Hoxmark, <b>Norsko</b>	2010	90	785		<i>Picea abies</i>	začátek května	začátek září	Gryc et al. 2012
Sorsko polje, <b>Slovinsko</b>	2003	350			<i>Picea abies</i>	konec dubna	konec července	Gričar & Čufar 2008

Pokljuka, <b>Slovinsko</b>	2003	1200			<i>Picea abies</i>	konec května	polovina srpna	Gričar & Čufar 2008
Lötschental, centrální Švýcarské Alpy, <b>Švýcarsko</b>	2007	1300-1500	1170	3,7	<i>Larix decidua</i>	květen	druhá polovina září	Moser et al. 2009
údolí řeky Inn, Tyrolsko, <b>Rakousko</b>	2007	750	715	7,3	<i>Pinus sylvestris</i>	začátek dubna	srpen	Gruber et al. 2010
údolí řeky Inn, Tyrolsko, <b>Rakousko</b>	2008	750	715	7,3	<i>Pinus sylvestris</i>	konec dubna	polovina července	Gruber et al. 2010
Mt. Patscherkofel, Tyrolsko, <b>Rakousko</b>	2006	1950 - 2180	890	2,5	<i>Pinus cembra</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Larix decidua</i>	začátek června	konec července	Gruber et al. 2009
Patscherkofel, Tyrolsko, <b>Rakousko</b>	2007	1950 - 2180	890	2,5	<i>Pinus cembra</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Larix decidua</i>	konec dubna	konec července	Gruber et al. 2009

Tabulka č. 1: Shrnutí vybraných případových studií analýzy xylogeneze

## 1.2 Horní hranice lesa

Horní hranice lesa je nejdůležitější vegetační linie v horských oblastech, která rozděluje pohoří na vegetační stupeň montánní a alpský. Na této linii dochází k výrazné změně geografických a ekologických faktorů, které působí na růst rostlin (Jeník 1961). Horní hranice lesa je obecně chápána jako přechodová zóna mezi uzavřeným subalpínským/montánním lesem a alpským stupněm, kde dominují trávy (Holtmeier 2003). V důsledku svého výskytu může rozlišit čtyři základní typy hranice lesa: orografickou, edafickou, antropogenní a klimatickou (Holtmeier & Broll 2005). Orografická hranice lesa je typická pro horské oblasti se strmými skalními stěnami, kamennými moři, suťovými kužely a častým výskytem lavin, které mohou limitovat růst lesa v relativně nízké nadmořské výšce, zatímco osamoceně se stromy mohou vyskytovat ve vyšších polohách na chráněných místech. Edafická hranice se nachází například na nestabilních a pohybujících se svazích, nebo v místech s nedostatkem půdní vlhkosti a živin. Antropogenní hranice lesa vznikla v důsledku lidské činnosti hlavně odlesňováním a poškozováním lesních porostů. Například v Alpách se odhaduje její snížení oproti potenciální klimatické hranici v průměru o 150-300 m (Holtmeier & Broll 2005). Existence horní hranice lesa je primárně závislá na místních klimatických podmínkách určujících délku vegetační sezóny (Holtmeier 2003). Lokální klimatické podmínky nejsou závislé pouze na klesající teplotě s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou, ale záleží také na větru, délce období se sněhovou pokrývkou, půdní vlhkosti a na změnách teploty během vegetační sezóny (Holtmeier & Broll 2005).

Kromě základních typů horní hranice lesa můžeme rozlišit čtyři základní formy přechodu lesa do bezlesí. Formy horní hranice lesa jsou ovlivněny lokálním klimatem, expozicí, reliéfem, substrátem, využitím půdy a disturbancemi (Holtmeier 2009 in Harsch & Bader 2011). Jedná se o difúzní, náhlý, ostrůvkovitý přechod a formu „krumholz“. U difúzního přechodu dochází k pomalému snižování výšky a hustoty stromů na horní hranici lesa. Tato forma se vyskytuje nejčastěji. Jelikož je klimaticky determinovaná, nejlépe reaguje na změny klimatu. U náhlého přechodu dochází k prudké změně z hustého vysokého lesa do nízké alpské vegetace. Většinou se vyskytuje výrazně níže než klimatická horní hranice lesa. Tato forma je ovlivňována různými disturbancemi a lokálním reliéfem více než teplotou. Ostrůvkovitý přechod představuje shluky a pruhy normálních nebo zakrslých stromů nad kontinuálním lesem. Ostrůvky se nachází v místech s příhodným mikroklimatem nebo reliéfem. Stromy rostoucí v ostrůvcích jsou často nízké, zakrslé a

mnohokmenné. Forma typu krumholz představuje mnohokmenné různě deformované stromy, často ve formě ostrůvků (Harsch & Bader 2011).

Dolní hranici ekotonu horní hranice lesa můžeme v horském reliéfu vymezit jako linii, na které se začíná rozpadat souvislý les. Horní hranice ekotonu se nachází na horní hranici výskytu stromových druhů (Körner 2003).

Vznik horní hranice lesa je nejčastěji vysvětlován pěti různými hypotézami: stresovou, disturbanční, reprodukční hypotézou, hypotézou omezených zdrojů a hypotézou růstového omezení. Podle stresové hypotézy zabraňuje růstu stromů ve vysokých nadmořských výškách vysoký stres z opakovaného poškozování mrazem a mrazovým vysoušením. Disturbanční hypotéza předpokládá, že omezení růstu stromů na horní hranici lesa je způsobeno mechanickým poškozením. Nejčastěji se jedná o poškození způsobená větrem, ledovými krystalky, sněhovými závějemi, lavinami, okusem býložravci a houbovými patogeny. Reprodukční hypotéza se zaměřuje na problémy s opylením, rozptylem a klíčením semen. Hypotéza omezených zdrojů předpokládá, že nedostatek uhlíku nebo živin zamezuje růstu stromů. Uhlík získaný fotosyntézou je částečně spotřebován na dýchání a zbytek nestačí pro úspěšný růst a reprodukci. Hypotéza růstového omezení předpokládá, že syntetické procesy, které zabudovávají cukry a aminokyseliny do rostlinného těla nejsou za nízkých teplot dostatečně funkční. Jednak pro růst rostliny, dále pro obnovu pletiv a nahrazování odumřelých částí těla (Körner 1998). Dochází k tomu, že rostlina není schopna tvořit nové stavební struktury za nízkých teplot. Tato hypotéza se v současné době zdá za nejpravděpodobnější vysvětlení vzniku horní hranice lesa. (Körner 2003).

Horní hranice lesa leží v průměru na izotermě 5,5-7,5 °C (průměrná roční teplota), přičemž na severní polokouli jsou teploty nižší než na jižní (Körner 1998). Körner a Paulsen (2004) pokládají za významný indikátor polohy horní hranice lesa teplotu půdy (v hloubce 10 cm pod povrchem, ve vegetačním období) v rozmezí 6,7 °C  $\pm$  0,8 SD. Půdní teplota (v kořenové zóně) byla vybrána z následujících důvodů: růst kořenů je velice citlivý na teplotu, půdní teplota měřena v hloubce 10 cm (pod uzavřenou stromovou korunou) odpovídá zhruba denním průměrným teplotám vzduchu v koruně stromu. V této hloubce je teplotní variabilita dostatečně chráněná v hodinovém rozlišení a velká část kořenové biomasy se nachází právě v této hloubce (Körner & Paulsen 2004). Na severní polokouli vzrůstá poloha horní hranice lesa od 6-7° zeměpisné šířky po subtropy (32° s. š.), kde dosahuje nejvyšších poloh a následně opět klesá. Horní hranice lesa má podobný průběh jako sněžná čára (Körner 2003).

Růst stromů ve vysokých nadmořských výškách má svá specifika, mezi která patří relativně velká kořenová biomasa jako důsledek adaptace na nepříznivé klimatické podmínky (Wieser & Tausz 2007). Stromy odpovídají na nedostatek živin zabudováním většího množství uhlíku do kořenové soustavy, odkud ho mohou přesouvat do nadzemních orgánů, kde živiny chybí (Gleeson & Tihman 1992). Vegetační sezóna musí být dostatečně dlouhá a příznivá pro získání dostatku uhlíku, který byl kompenzován při dýchání a ztrátě tkání mechanickým a biotickým poraněním (Holtmeier 2003). Sveinbjörnsson (2000) se domnívá, že vyšší koncentrace sacharidů na horní hranici lesa je adaptace na častější ztrátu pletiv.

V nižších nadmořských výškách je fyziognomie stromu geneticky determinovaná, kdežto ve vyšších polohách mají na růstovou formu vliv nejrůznější faktory, mezi které patří živiny, teplota, vlhkost, osvětlení, vítr, biotické faktory a sklon. Zakrslé růstové formy jsou odpovědí stromu na klimatické, biotické a mechanické vlivy (Holtmeier 1981a in Holtmeier 2003). Různé zvláštní růstové formy mohou vznikat, nahrazením poničených větví. Na větrem exponovaných místech vznikají vlajkové (asymetrické) stromy (Holtmeier 2003).

#### *Environmentální faktory ovlivňující růst dřevin na horní hranici lesa*

Mezi nejvýznamnější faktory ovlivňující růst dřevin na horní hranici lesa patří hlavně klima, dále půda, reliéf, vliv živočichů a lidská činnost (Holtmeier 2003).

##### *Klima*

Mezi obecné klimatické rysy na horní hranici lesa patří růst srážek, solární radiace a oblačnosti s nadmořskou výškou, zkracuje se vegetační sezóna a často se zde vyskytují silné větry. Teplota vzduchu se mění s přibližně o 0,8 K na 100 m. Během vegetační sezóny je teplotní gradient na horách strmější než v zimě (Körner 2003). Teplotní deficit ovlivňuje růst, regeneraci a přežití jedinců na horní hranici lesa. Jedná se konkrétně o krátkou vegetační sezónu, nízkou teplotu a výskyt extrémních událostí během vegetační sezóny (Wieser & Tausz 2007).

S teplotou úzce souvisí mráz a mrazové vysoušení. Časté a silné mrznutí a promrzání listů je pro rostliny extrémně nebezpečné (Perkins et al. 1991), dochází hlavně k poškození listů a kořenů. Dřeviny mohou být ohroženy mrazem a to působením dvou odlišných mechanismů - rychlým a hlubokým propadem teplot pod nulu nebo pomalým mrznutím způsobující dehydrataci. Druhy rostoucí na horní hranici lesa jsou velmi tolerantní na mráz v zimní období (Holtmeier 2003), například u smrku ztepilého (*Picea abies*) je potenciální tolerance mrazu pro jehlice a kmen – 40 °C

(Larcher 1985 in Holtmeier 2003) a pro kořeny -15 až -27 °C. Velikost ohrožení mrazem se během vegetační sezóny mění, největší je, když se otvírají pupeny, rostou nové výhony a dřeviny kvetou. Ohrožení mrazem je pozorováno také po krátkých periodách teplého počasí v zimě. Ve středních a vysokých nadmořských výškách se díky radiačnímu ochlazování při jasné obloze mohou mírné mrazy objevit kdykoliv během roku (Holtmeier 2003). Rostliny jsou schopné se vyvarovat zmrznutí dvěma způsoby, buď akumulují velké množství cukrů, čím snižují bod mrznutí nebo tzv. „supercooling“, který je typický rozdělením vody v rostlině do buněk a impregnací buněčných stěn ligninem (Körner 2003).

Zimní vysoušení je způsobeno postupnou ztrátou vody přes transpiraci, ztráta transpirací nemůže být kompenzována z důvodu zmrzlé půdy a částečně i pletiv (Herrick & Friedland 1991). Největší potenciální nebezpečí je v místech vystavených slunečnímu záření a na místech s nízkou sněhovou pokrývkou (Cairns 2001 in Holtmeier 2003), ale také na větrem exponovaných místech, která jsou ochlazována v důsledku působení větru. K tomuto procesu jsou více náchylné semenáčky a mladé stromky. Poškození jehlice v důsledku mrazového vysoušení mění barvu na žlutočervenou nebo jasně hnědočervenou, poškození není pozorovatelné dříve než na konci zimy nebo začátku jara. Poškozené jehlice většinou během vegetační sezóny opadají (Holtmeier 2003).

Se stoupající nadmořskou výškou se zvyšuje síla a frekvence výskytu větrů. Maximální rychlosti bývají dosahovány v zimě. Rychlost a směr větru je ovlivněn lokální topografií a je více či méně odlišný od převládajících vzduchových proudů nad pohořím. Větre exponovaná místa bývají vlivem turbulentního promíchávání teplejší. Vítr ovlivňuje růst dřevin fyziologicky, mechanicky (tlakem větru a abrazí) a změnou místních podmínek (teplota vzduchu a půdy, vlhkost půdy, výška a doba trvání sněhové pokrývky). Jeho působením může docházet k poničení koruny, větví a v důsledku toho k asymetrickému růstu. Významnou roli má vítr v rozptylování pylu a semen (Holtmeier 2003).

Rostoucí srážky a oblačnost horní hranici lesa snižují (Holtmeier 2003), díky tomu se hranice lesa obecně nachází v nižších nadmořských výškách blízko pobřeží v porovnání s vnitrozemím (Sveinbjörnsson 2000).

Mikrotopografie a vegetační kryt silně ovlivňují rozmístění a strukturu sněhové pokrývky (Wooldridge et al. 1996 in Holtmeier 2003). Bez sněhové pokrývky se častěji nachází konvexní tvary, ze kterých je sníh přemístěn větrem. Naopak v konkávních tvarech mohou vznikat velké akumulace sněhu, které přetrvávají až do léta. Během teplých let jsou na těchto místech



nejpříznivější faktory pro klíčení, díky relativně vysoké půdní vlhkosti (Holtmeier 2003). Na slunných svazích bývá sníh kratší dobu. Dle studie Turnera (1961 in Holtmeier 2003) je zřejmé, že sníh taje dříve pod korunami stromů než v okolí. Naopak pokud jsou místa bez stromů silně exponovaná větrem, dochází tam k tání sněhu dříve než pod stromy, kde se sníh akumuluje. Délka vegetační sezóny není shodná s dobou bez sněhové pokrývky. U mladých stromků neopadávajících jehličnanů začíná fotosyntéza na jaře, v době, když je ještě sníh (Holtmeier 2003). Sněhová pokrývky má na dřeviny pozitivní i negativní vliv. K jejím výhodám patří ochrana před silným mrazem, mrazovým vysoušením, abrazí ledovými částicemi, okusem a sešlapáváním. Na druhou stranu zkracuje vegetační sezónu, zpožďuje růst teploty v půdě, která je důležitá pro klíčení a růst kořenů, dále narušuje dekompozici a získávání živin, může způsobovat mechanické poškození (lámání pod velkou váhou sněhu, laviny) a v neposlední řadě zvyšuje riziko nákazy sněhovými plísněmi. Pro rozvoj dřevokazných hub je vhodný vlhký a dlouho ležící sníh s teplotami okolo nuly, také krátké, deštivé a chladné léto snižuje odolnost stromů a zvyšuje riziko infekce (Holtmeier 2003).

#### *Půda*

Významným faktorem ovlivňující polohu horní hranice lesa je půda se svými fyzikálními, chemickými a biologickými vlastnostmi. Pro půdy vyskytující se v ekotonu horní hranice lesa je typická velká skeletovitost, velké množství humusu, půdy jsou poměrně mělké a mladé (Holtmeier 2003). S rostoucí nadmořskou výškou se stává půda minerálně chudší a kyselejší (Plesník 1971). Acidifikace společně s vysokým úhrnem srážek a evaporací ovlivňuje bilanci minerálních živin pro rostliny (Körner 2003).

Nejčastěji se můžeme na horní hranici lesa setkat s rankerem, rendzimou, podzoly a v nižších částech s kambisoly. Ranker a rendzima se často nachází na horských svazích, v strmých roklích a na lavinových drahách. Na špatně propustných a vlhkých místech se můžeme setkat s glejsoli a pod jehličnatým lesem s podzoly. Podzolizace je obvykle vymezena na jehličnatý les středních a vysokých zeměpisných šířek (Holtmeier 2003). Právě podzoly se pravděpodobně formovaly během holocénního klimatického optima (Neuwinger 1970 in Holtmeier 2003). Výskyt podzolů a jejich zbytků nad uzavřeným lesem, může být indikátorem dřívější polohy horní hranice lesa, posunuté v důsledku nepříznivého klimatu nebo působením lidské činnosti (Holtmeier 2003). V nižších částech ekotonu horní hranice lesa se na mírných svazích nachází dystrické kambisoly (Burns 1980).

in Holtmeier 2003). Velmi specifické podmínky se vyskytují v pohořích se sopečnou činností (vznik andosolů) nebo ve vysokých zeměpisných šířkách (permafrost, Holtmeier 2003).

Mykorrhíza je důležitý edafickobiotický faktor působící na horní hranici lesa. Jedná se o symbiózu hub a kořenů stromů, umožňující stromu získávat živiny, neboť jemné myceum hub má pro to lepší předpoklady (Holtmeier 2003). Hyfy hub kromě získávání živin chrání kořeny proti infekci a parazitickým organismům (Allen 1991 in Holtmeier 2003). Ve středních zeměpisných šířkách se na horní hranici lesa nejčastěji vyskytuje ektotrofní mykorrhíza u těchto druhů: *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Larix*, *Tsuga*, *Nothofagus*, *Podocarpus*. Role mykorrhízy je důležitá pro úspěšnou expanzi horní hranice lesa (Holtmeier 2003).

Průměrná teplota půdy se snižuje s růstem nadmořské výšky, ale pozvolněji než teplota vzduchu (Körner 1998). Denní cyklus teploty půdy je více či méně ovlivněn zápojem korun stromů, pod stromy je menší fluktuace teplot. Pod sněhovou pokrývkou nepadá teplota hluboko pod 0 °C, bez sněhu půda promrzá do větších hloubek. Většina fyziologických procesů funguje při teplotě nad 5 °C (Tranquillini 1979a in Holtmeier 2003), též biologická aktivita půdních organismů, adaptovaných na extrémní podmínky na horní hranici lesa začíná při 5 °C (Retzer 1974 in Holtmeier 2003). Půdní teplotu ovlivňuje textura půdy, porozita, objemová hmotnost, množství a charakter humusu, vlhkost, tepelná vodivost, druh a struktura vegetačního krytu, fenologie, orientace svahu, větrné proudění, výška a doba trvání sněhové pokrývky a další faktory. Teplota v kořenové zóně je rozhodujícím faktorem pro růst stromů a jejich přežití (Körner 1998). Nízká půdní teplota zkracuje vegetační sezónu, brzdí fotosyntézu, respiraci, růst kořenů, dekompozici, získávání živin, klíčení semen, růst semenáčků (Spomer & Salisbury 1968). Promrzáním svrchních vrstev půdy může vznikat jehlicový led, který je velmi nebezpečný pro mladé semenáčky (Körner 2003). I extrémně vysoké teploty na horní hranici lesa také mohou mít negativní vliv a to na klíčení, uchycování semen a rozklad odumřelé biomasy (Holtmeier 2003).

### *Reliéf*

Mezi topografické faktory patří tvar reliéfu, sklonitost a expozice. Tvar reliéfu se projevuje skrze modifikaci teplotních poměrů, edafických podmínek, či umožňuje vyšší frekvenci výskytu určitých disturbancí (Tremel 2007). Na kamenných mořích, osypech a suťových kuželech určuje prostorové rozmístění stromů dostupná vlhkost půdy, kterou využívají zakrslé druhy stromů velice tolerantní na laviny (např. modřín opadavý a listnaté stromy). Větší stromy a stromové háje jsou omezeny na malé hřebítky, které nejsou v dosahu lavin (Holtmeier 2003).

Kontrast mezi slunnými a stinnými místy a návětrnými a závětrnými se zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou (Holtmeier 2003). Obecně se udává, že horní hranice lesa na severní polokouli mimo aridní oblasti leží nejvýše na jižních a jihozápadních svazích (Plesník 1971), např. v evropských Alpách je rozdíl mezi polohou horní hranice lesa na slunných a stinných místech přibližně 100 m. Na slunci exponovaných místech není jen tepleji, ale také větší sucho, proto může být v některých klimaticky sušších regionech horní hranice lesa výše na zastíněných místech. Rozdíl v poloze horní hranice lesa mezi zastíněnými a slunnými místy stoupá s rostoucí nadmořskou výškou, největších rozdílů dosahuje v subtropických horstvech (Holtmeier 2003). Největší rozdíly v osvětlení mezi severním a jižním svahem připadají ve středoevropských podmínkách na měsíce mimo vegetační období, tím však ztrácí jejich vliv na významu (Plesník 1971).

#### *Faktory ovlivňující reprodukci dřevin na horní hranici lesa*

Pro samotnou existenci horní hranice lesa je důležitá úspěšná reprodukce jednotlivých druhů. Stromy se zde rozmnožují jak generativně, tak i vegetativně. Generativní rozmnožování se uskutečňuje pomocí semen, která jsou nejčastěji šířena pomocí větru (anemochorie) a živočichů (zoochorie). Na horní hranici lesa se množství a kvalita semen snižuje. Obvykle závisí úspěšnost generativního rozmnožování spíše na kvalitě semen než na jejich kvantitě. Semena jsou produkována méně často než v nižších polohách (Holtmeier 2003), např. smrk ztepilý tvoří semena v příznivých podmínkách jednou za 3-5 let, kdežto na horní hranici lesa jednou za 9-11 let (Tschermark 1950 in Holtmeier 2003). Na druhou stranu na horní hranici lesa probíhá reprodukce i v relativně vysokém věku (Holtmeier 2003).

Mezi faktory mající vliv na uchycení semen na horní hranici lesa patří klima, délka a příznivost vegetačního období, vítr, zvířata, charakter půdy (teplota, vlhkost, živiny, pH), kompetice s travami a keříky, mykorrhíza, parazitické houby a mechanické poškození (Holtmeier 1993a in Holtmeier 2003). Pro samotné klíčení je důležitá vlhkost půdy, teplota, osvětlení a vlhkost vzduchu. Některá semena mohou v půdě přečkat i několik let a poté vyklíčit (Holtmeier 2003). Husté travnaté nebo křovité porosty zhoršují podmínky pro uchycení semen, neboť dochází ke kompetici o dostupnou vláhu a živiny (Weith & Karlsson 1999). Na druhou stranu okolní vegetace chrání semenáčky od nebezpečných klimatických vlivů. V dlouhodobém měřítku je produkce životaschopných semen obvykle pod fyziologickým limitem šíření stromů (Holtmeier 2003).

Vegetativní šíření probíhá pomocí adventivních kořenů, popř. bazálních výhonů. Například pomocí adventivních kořenů se rozmnožují *Picea*, *Abies*, *Tsuga* a *Larix*, na horní hranici lesa se vegetativní rozmnožování zvyšuje také u opadavých stromů. Vegetativní rozmnožování je méně ohrožené nepříznivými podmínkami. Specifický typ rozmnožování pomocí adventivních kořenů můžeme zaznamenat na strmých svazích nebo lavinových drahách. Poté co dojde k přesunu kmene do horizontální polohy a zasypání zeminou, může z tohoto jedince vyrůst klonální skupinka. Klonální skupinka je značně rezistentní proti ohni, hmyzu, houbám a nepřízni klimatu a může být stará i několik tisíc let. Klonální skupiny vyskytující se na větrem exponovaných místech jsou protáhlé ve směru převládajícího proudění. Klonální skupinky se zřídka vytvářejí v nižších nadmořských výškách (Holtmeier 2003).

#### *Vliv živočichů*

Svůj vliv na horní hranici lesa mají i živočichové, nejvíce velcí herbivorní savci, ptáci a hmyz. Velcí savci konzumují nadzemní fytomasu (listy, semena), poškozují kůru pomocí rohů a parohů, sešlapáváním ničí semenáčky a způsobují erozi půdy. Na mnoha místech v Alpách dochází díky přemnožené vysoké zvěři ke snižování horní hranice lesa, tvořené nově etablovanými stromky. Vysokou toleranci vůči pošlapávání vysokou zvěří má *Picea*, *Larix*, *Betula* a *Sorbus*. Hrabavý živočichové (hraboší, pozemní veverky nebo svišti) obnažují minerální půdu a mohou ničit drobné kořínky. Ptáci konzumují na horní hranici lesa semena a pupeny, semena roznášejí po okolí a tím napomáhají šíření stromů (Holtmeier 2003). K nejvýznamnějším ptáků sbírajících a šířících semena patří ořešník kropenatý (*Mucifraga caryocatactes*) a ořešník americký (*Nucifraga columbiana*). Ne všechny druhy ptáků jsou pro dřeviny užiteční, např. tetřívka obecná (*Lyrurus tetrix*) a několik druhů bělokurů (*Lagopus mutus*, *lagopus*, *leucurus*) ožirá pupeny a čerstvé výhonky. Herbivorní hmyz ožirá listy na stromech a poškozují xylém a floém. Při přemnožení hmyzu může docházet k odlistění nebo odumření velkých ploch lesa (Holtmeier 2003).

#### *Antropogenní vlivy*

Významnou roli na horní hranici lesa má člověk, který svojí činností může tuto přírodní linii značně snížit. Využívání horských oblastí lidmi trvá tisíce let, první snižování horní hranice v Alpách bylo zaznamenáno už před 4500 lety (Tinner & Theurillat 2003). Intenzita lidské činnosti v okolí horní hranice lesa závisí na lokální topografii a klimatických podmínkách. V minulosti byla největším problémem pastva, která měla za následek destrukci lesa a snížení polohy horní hranice lesa. Na některých místech docházelo k dolování. V současnosti představují největší problém

činnosti spojené s trávením volného času na horách – budování sjezdových tratí, lyžování ve volném terénu nebo jízda na horských kolech. V současné době mnohé pastviny zarůstají spontánně stromy, někde jsou stromy cíleně vysazovány jako ochrana před lavinami (Holtmeier 2003).

### **1.3 Vliv orientace svahu vůči slunečnímu záření na vegetaci**

Teplota během vegetační sezóny je považována za hlavní faktor ovlivňující polohu klimatické horní hranice lesa (Körner 1998). Z tohoto důvodu by měla významnou roli hrát i expozice (Paulsen & Körner 2001). Expozice je brána jako jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňující druhové bohatství na horách (Atalay 2006).

Účinnost slunečního záření roste s nadmořskou výškou. Vysokohorské prostředí má nejextrémnější a nejvariabilnější solární radiaci. Díky tenké a čisté vrstvě vzduchu mají horské oblasti vysokou intenzitu solární radiace a díky členitému reliéfu širokou variabilitu stinných a slunných míst. Přízemní vrstva vzduchu se zde může velmi rychle ohřát přímými slunečními paprsky, ale také rychle ochladit, když je sluneční záření blokováno (Bach & Price 2012). Během dne i roku se neustále mění mozaika stinných a slunných míst, které získanou solární radiací ovlivňují energetické proudění v ekosystémech (Germino & Smith 2000).

Na horách má každý svah jiný potenciál pro získávání solární energie. Na severní polokouli jsou jižní svahy teplejší a sušší než severní. Expoziční efekt je patrný i u východních a západních svahů. Na východních svazích dochází k odpařování vody (sražené na vegetaci a půdě během noci) ještě předtím, než jsou svahy znatelně ohřáté. Když se slunce dostane k západním svahům, voda je již odpařena a solární záření více zahřívá svah (Bach & Price 2012). Z tohoto důvodu jsou nejteplejší a nejsušší svahy s jihozápadní expozicí (Blumer 1910 in Bach & Price 2012). Pro svahy s příznivější expozicí (jižní a jihozápadní) je charakteristické vyšší přímé sluneční záření (Geiger et al. 2003 in Bach & Price 2012), delší vegetační sezóna a sníh zde roztává dříve, časný tání sněhu však může zvyšovat riziko ohrožení promrzáním půdy (Treml & Banaš 2008). Teplejší svah nemusí vždy znamenat vyšší polohu horní hranice lesa, neboť teplota půdy zastíněná uzavřeným lesem nevykazuje výrazné rozdíly způsobené orientací svahu. Teplota půdy je příznivější v místech, kde není zastíněna stromy, v těchto místech je i vyšší vliv expozičního efektu (Paulsen & Körner 2001).

Rostlinná společenstva jsou odlišná na jižních a severních svazích. Velikost dopadajícího slunečního záření má silný vliv na klíčení a růst semenáčků (Paulsen & Körner 2001). Jižní svahy jsou příznivější pro přežití semenáčků v případě, že je zde dostatek vláhy (Holtmeier & Broll 2005).

Na chladnějších svazích dochází k pomalejší regeneraci (Schönenberger & Frey 1988 in Paulsen & Körner 2001).

Ve Vysokých Sudech se horní hranice lesa nachází nejvýše na jihozápadních svazích (Tremli & Banaš 2000). Nejvyšší polohy horní hranice lesa jsou v Krkonoších situované do závětrných poloh anemo-orografického systému (Jeník & Lokvenc 1962). Podobné výsledky získal Leonelli a kol. (2009) při studiu borovice limby (*Pinus cembra*) v šesti údolích v centrálních Italských Alpách. Stromy na jihozápadních svazích zde byly asi o 50 let starší a nacházely se trochu výše než na severních svazích. Severní svahy byly více citlivé na červencové teploty. Klimatické faktory spojené s expozicí svahu (např. teplotní režim, sněhová pokrývka nebo délka vegetační sezóny) hrají důležitou roli v limitaci růstu borovice limby ve vysokých nadmořských výškách, hlavně na severních svazích. Tito autoři se domnívají, že stromy rostoucí na severních svazích jsou obecně méně adaptované na teplé podmínky na začátku vegetační sezóny, proto reagují méně na vzrůst teploty než stromy na jižních a jihozápadních svazích (Leonelli et al. 2009). K odlišnému závěru došli autoři Paulsen a Körner (2001) při studiu horní hranice lesa ve Švýcarských Alpách pomocí leteckých snímků. Zjistili, že zde nemá expoziční efekt statisticky významný vliv na maximální polohu horní hranice lesa, ani dostupná vlhkost nehraje důležitou roli. Větší fragmentace lesa byla prokázána na severních svazích, z důvodu častějšího výskytu lavin a delší doby trvání sněhové pokrývky (Paulsen & Körner 2001). Úplně jiný případ představují např. hory v severní Anatolii, které mají větší biotické bohatství na severních svazích, z důvodu většího množství srážek a menší radiace (Atalay 2006).

## **2. Fyzickogeografická charakteristika území**

### *Geologie a geomorfologie*

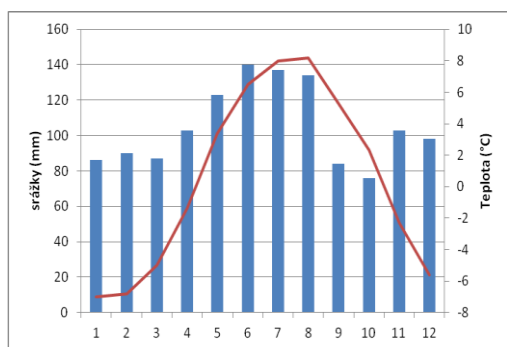
Krkonoše jsou tvořeny geologickou jednotkou Krkonoško-jizerské krystalinikum, skládající se z krystalických břidlic a Krkonoško-jizerským plutonem tvořeným žulovým masivem (Plamínek 2007). Během proterozoika se v oblasti Krkonoš rozkládalo moře, ve kterém se ukládaly jílové břidlice, pískovce a vápence. Od mladšího proterozoika docházelo k pomalému zdvihu a na konci proterozoika k silnému vrásnění. Během tohoto vrásnění se vodorovně uložené horniny přeměnily na krystalické břidlice (Sýkora 1983). Nejčastější krystalické břidlice vyskytující se v Krkonoších jsou svory (šedé nebo nazelenalé barvy, složené hlavně z křemene) a ortoruly (obsahující křemen, živec a muskovit). Během staršího paleozoika se zde opět vyskytovalo moře a na jeho dně se

ukládal materiál. Následovalo paleozoické vrásnění, které proběhlo za nižších teplot, proto jsou horniny pocházející z této doby méně přeměněné. Paleozoické vrásnění mělo dvě fáze mladokaledonskou a variskou. Během karbonu došlo ke vznikům žulových plutonů, které byly v budoucnosti na mnoha místech obnaženy. Žulový masiv buduje hlavní hřbet Krkonoš. V období třetihor došlo k výzdvihu a v důsledku toho k zesílení říční eroze (Sýkora 1983). Během pleistocénu se v Krkonoších nacházelo několik údolních ledovců (např. v Obřím dole, Labském dole), dále ledovce karové (např. Kotelní a Studniční jámy), sněhové a firnové pole, které značně přemodelovaly krkonošský reliéf. Vznikla zde ledovcová údolí, kary a na polské straně ledovcová jezera (Engel 2007).

Geomorfologická oblast Krkonoše se dělí na tři celky Krkonošské hřbety, Krkonošské rozsochy a Vrchlabskou vrchovinu (Balatka & Kalvoda 2006). Pro krkonošský reliéf je charakteristická ledovcová modelace a zbytky zarovnaných povrchů z konce druhohor a začátku třetihor. Periglaciálními procesy (působením mrazu) vznikly mrazové sruby, tory, kryoplanační terasy a strukturní půdy. Většina periglaciálních tvarů nacházejících se v Krkonoších je neaktivní (Křížek 2007). Výjimku tvoří tříděné kruhy v Modrém sedle (Sekyra & Sekyra 1995), rašelinné kopečky u Jantarové cesty (Kociánová et al. 2005), putující bloky na Stříbrném hřbetu (Sekyra & Sekyra 1995) a na Labské louce (Sekyra et al. 2001) a nivační deprese na jižních svazích pod Studniční horou, pod Velkým Ktlem a v erozních zářezích Labe, Bílého Labe a Stříbrné bystřiny (Křížek et al. 2008). Na některých místech s výskytem vápenců vznikly drobné podpovrchové krasové tvary. V holocénu se z geomorfologických činitelů nejvíce uplatňuje vodní eroze, dále svahové procesy, laviny, nivální, biotické a antropogenní procesy (Sýkora 1983). Ve vrcholových oblastech české části Krkonoš se nachází 39 lavinových drah (Spusta & Kociánová 1998). Laviny se zde vyskytují díky příhodným reliéfovým poměrům (kombinace rozlehlých, zarovnaných povrchů a strmých svahů karů, trogů a říčních údolí). Nejvíce lavin se vyskytuje na východních a jihovýchodních svazích, díky převládajícímu směru větru. Laviny vznikají na svazích se sklonem 35-55°. Z 80 % se jedná o prachové a deskové laviny z čerstvého sněhu (Spusta & Kociánová 1998). V dole Bílého Labe se podle Lavinového katastru nachází 6 lavinových drah, z toho 5 na severním (Lavinová jáma, Levý žlábek, V Serpentině, Bílá jáma a Bílá Stráž) a jedna na jižním svahu (Suťová stráž, Spusta & Kociánová 1998).

## *Klimatologie a hydrologie*

Dle Quittovy klimatické regionalizace spadá hřebenová část Krkonoš do kategorie chladného podnebí (CH4) a střední a nižší polohy do kategorie CH6 a CH7. Pro kategorii CH4 je typické léto velmi krátké, chladné a vlhké, přechodné období je velmi dlouhé s chladným jarem a mírně chladným podzimem, zima je velmi chladná, velmi dlouhá a vlhká s dlouhým trváním sněhové pokrývky. Pro oblasti vyskytující se v kategorii CH6 je typické velmi krátké až krátké léto, mírně chladné až vlhké, přechodné období je velmi chladné s přechodným jarem a mírně chladným podzimem, zima je velmi dlouhá a chladná, s dlouhým trváním sněhové pokrývky. Oblasti v kategorii CH7 mají velmi krátké až krátké léto, mírně chladné a vlhké, přechodná období jsou dlouhá s mírně chladným jarem a mírným podzimem, zima je dlouhá, mírná a mírně vlhká s dlouhou dobou sněhové pokrývky (Quitt 1971). Dlouhodobé průměrné roční teploty kolísají v Krkonoších od 7 °C v nižších polohách po 0-2 °C na vrcholu Sněžky, Studniční a Luční hory (Metelka et al. 2007). Roční průměr srážek na území národního parku Krkonoše je 1220 mm. Nejvyšší a návětrné polohy mají více srážek (Sýkora 1983). Celkové množství nového sněhu za zimní období je v nižších partiích 250-450 cm a na hřebenech 500-600 cm (Metelka et al. 2007). Největší oblačnost je v listopadu a prosinci, naopak nejmenší v září. Maximum slunečního svitu je v květnu (Sýkora 1983). Maximální rychlost větru v nárazech může dosahovat na hřebenech až 60 m/s (Metelka et al. 2007). Krkonošský reliéf má předpoklad pro teplotní inverze (Sýkora 1983).



Obrázek č. 2: Klimatogram ze stanice Sněžka 1602 m n. m. (1961-1990, dle Metelka et al. 2007)

Krkonoše jsou významnou pramennou oblastí. Českou stranu odvodňuje Labe, Úpa a Jizera. Většina toků má severojižní směr, pouze některé (např. Mumlava, Bílé Labe) sledují okraj pevných hornin kontaktního pásma a mají východozápadní směr (Hančarová & Parzoch 2007). Pro krkonošské vodní toky je charakteristický velký spád, sklon, nevyrovnané podélné profily, velká



unášecí schopnost a převažující eroze nad akumulací. Často se zde můžeme setkat s peřejemi, kaskádovitými vodopády, obřími hrnci nebo kotly. V polské části Krkonoš se nachází dvě ledovcová karová jezera Wielki a Maly Staw. Na české straně je pouze jediná přirozeně vzniklá vodní nádrž a to Malé Mechové jezírko (Hančarová & Parzóch 2007). Malé Mechové jezírko se nachází ve střední části údolí Kotelského potoka v západních Krkonoších v nadmořské výšce 937 m n. m. Vzniklo v místech akumulární činnosti ledovce. Jezírko má trojúhelníkový půdorys, maximální hloubku 1,2 m a plochu 464 m<sup>2</sup>. Je zanášeno sedimenty organického a anorganického původu a postupně zarůstá travinami a rašeliníkem (Engel et al. 2003). V drobných depresích rašelinišť vznikají stálá nebo periodická jezírka. Největší rašelinné jezírko na české straně Krkonoš se nachází na Úpském rašeliništi. Úpské rašeliniště je rozvodnicové vrchoviště subalpínského typu na pramenech Bílého Labe, Úpy a Lomničky. Rozkládá se na 10 ha a jeho průměrná mocnost je 0,5 m. Úpské rašeliniště je pokryto suchopýro-rašeliníkovým typem rašeliny a částečně porostem kleče. Druhé největší jezírko Úpského rašeliniště se nachází na české straně a má rozlohu 1245 m<sup>2</sup> a maximální hloubku 1,05 m (Pošta 2005).

### *Půdní poměry*

Vývoj půd je ovlivněn chladným, vlhkým a drsným klimatem. V Krkonoších se nacházejí kambizemě, podzoly, kryptopodzoly, gleje, rankery, litozemě, rendzimy, regozemě, organozemě a fluvizemě (Vacek et al. 2006). Kambizemě jsou nejčastějším půdním typem. Nacházejí se v nadmořské výšce 600-1000 m n. m. na relativně plošších úsecích, původních porostem na nich byly acidofilní horské bučiny. Podzoly se nachází v pásmu nad 1000 m n. m., původním porostem zde jsou horské smrčiny a subalpínské pásmo s klečí (Sýkora 1983). U kryptopodzolů se kromě podzolizace významně uplatňuje proces hnědnutí. Nacházejí se v nižších horských polohách pod smíšenými lesy s převahou buku, smrku a jedle (Podrázský et al. 2007). Gleje se vyskytují na lokalitách s vysokou hladinou podzemní vody a vysokými srážkami. Litozemě a rankery jsou mladé nevyvinuté půdy na silikátových horninách (Vacek et al. 2006). Jsou hojně zastoupeny na příkrých svazích a jejich úpatí. Humusový horizont je nesouvislý, proto obvykle postrádají vegetační pokryv, v subalpínském stupni se na nich ostrůvkově vyskytuje kosodřevina (Sýkora 1983). Regozem je půdní typ na nezpevněných substrátech sedimentárního původu, v Krkonoších se vyskytuje na sypkých štěrcích a periglaciální suti ve vyšších polohách (Vacek et al. 2006).

## Vegetace

Krkonoše jsou vývojovou křižovatkou, kde se setkává severská a vysokohorská vegetace. Díky tomu je zde vysoká rozmanitost ekosystémů a vyskytuje se zde velké množství glaciálních reliktních a endemitů (Jeník 1998).

V Krkonoších se nachází šest lesních vegetačních stupňů, které jsou orograficky podmíněné. Nad nejvýše ležícím lesním vegetačním stupněm se nachází významná arko-alpínská tundra. Lesní vegetační stupně jsou bukový, smrkový a klečový. Podrobnější dělení je uvedeno v tabulce č. 4 (Vacek et al. 2006).

Tabulka č. 2: Lesní vegetační stupně v Krkonoších (dle Vacka et al. 2006)

Lesní vegetační stupeň	Průměrná roční teplota (°C)	Průměrné roční srážky (mm)	Délka vegetační sezóny (dny)	Dominantní dřevina/y
<b>Bukový</b>	6-6,5	700 -800	140-150	<i>Fagus sylvatica</i>
<b>Jedlobukový</b>	5,5-6	800-900	130-140	<i>Fagus sylvatica</i>
<b>Smrkobukový</b>	4,5-5,5	900-1500	115-130	<i>Fagus sylvatica</i>
<b>Bukovosmrkový</b>	4-4,5	1020-1200	100-115	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i>
<b>Smrkový</b>	2,5 – 4	1200 – 1500	60 – 100	<i>Picea abies</i>
<b>Klečový</b>	do 2,5	nad 1500	do 60	<i>Pinus mugo</i>

Arko-alpínská tundra je přirozené bezlesí, které se nachází nad horní hranicí lesa a je formované kryogenními, nivelačními a eolickými procesy. Klima je zde velmi drsné, neboť průměrná roční teplota se pohybuje mezi 0 °C až 4 °C. Je zde vysoký poměr pevných srážek a často se zde vyskytují silné větry. Pro arko-alpínskou tundu je typické významné zastoupení severských a vysokohorských druhů. Díky izolovanosti druhů zde vznikají lokální endemitní populace. Krkonošská tundra je významné mikroevoluční centrum z hlediska biodiverzity celé střední Evropy. Mezi nejčastější životní formy rostlin patří chameofyta a hemikryptofyta, u živočichů dominují druhy žijící skrytě v humusu a kamenných mořích. Z rostlin zde roste např. sítina trojklanná (*Juncus trifidus*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a jestřábník alpský (*Hieracium alpinum*, Sýkora 1983). Arko-alpínská společenstva tvoří pouze 4 % národního parku, ale jsou to ta nejčennější společenstva (Soukupová et al. 1995). Arko-alpínská tundra se dělí na tři exodynamické

a ekologické zóny. Kryo-eolická zóna se nachází v místech eolicky a mrazové exponovaných. Je zde vysoké zastoupení rostlin a živočichů subarktického a vysokohorského původu. Z geomorfologických tvarů se zde můžeme setkat s kryoplanačními terasami, mrazovými sruby, tory, kamennými moři, segragačními a gírlanovými sruby. Kryo-vegetační zóna je velmi chladná s častým výskytem srážkově bohatých západních větrů. Vyskytují se zde druhy subalpínských mokřadů a z geomorfologických tvarů polygenetické a brázdové struktury a soliflukční fenomény. Niveo-glaciální zóna je oblast karů a nivačních depresí nacházejících se v závětrných polohách a častým výskytem závějí a sněžníků. Nachází se zde mecho-lišejníková, travinná, vysokostéblá a křovinná vegetace, často se zde vyskytují nivační procesy, laviny a mury (Soukupová et al. 1995).

Kromě zonálních společenstev se v Krkonoších vyskytují významná azonální společenstva, jako jsou rašeliniště, ledovcové kary, prameniště a potoky a částečně antropogenně podmíněné horské louky (Sýkora 1983). Pro Krkonoše velmi specifickými a botanicky bohatými ekosystémy jsou ledovcové kary (např. Kotelní, Labské a Sněžné jámy). Tyto lokality jsou většinou na východních okrajích náhorních plošin a hřbetů, jako protipól mohutnému údolí západo-východního směru. Anemoorografický systém se skládá ze tří částí: vodícího návětrného údolí, zrychlující vrcholové části a turbulentního závětrného prostoru. V závětrných polohách dochází k ukládání eolických sedimentů, minerálního prachu, organického detritu a v zimě sněhu, který zde vydrží dlouho do léta. V Krkonoších se nachází anemoorografický systém Mumlavy, Bílého Labe a Úpy. Ekologické procesy v karech ovlivňuje vítr, laviny, mrazové zvětrávání, soliflukce, díky těmto procesům dochází k odstranění místní zvětraliny a obnažení skalního podkladu. Vznikají tak nová místa pro rostliny, které by neobstály v konkurenci dřevin, ostríc a trav. Ve vrcholové části anemoorografického systému dochází k ochuzování půdy větrnou erozí, půda je neustále zbavována jemnějších zrnitostních složek a humusu, náročnější vegetace tak ztrácí zdroj výživy (Jeník 1961).

Přirozeně by měl druhovou skladbu dřevin české části Krkonoš tvořit z 53 % smrk ztepilý (*Picea abies*), 25 % plochy by pokrýval buk lesní (*Fagus sylvatica*), 12 % jedle bělokorá (*Abies alba*), 5 % borovice kleč (*Pinus mugo*), 1 % javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a 1 % jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). To by znamenalo 71 % jehličnatých stromů a 29 % listnatých stromů. V současné době dominuje na české straně Krkonoš z 80 % smrk ztepilý, dalších 7 % tvoří borovice kleč, 4 % buk lesní, 3 % jeřáb ptačí, 2 % bříza bělokorá (*Betula pendula*), 1 % javor klen, 1 % modřín opadavý (*Larix decidua*), 1 % olše lepkavá (*Alnus glutinosa*). To je dohromady 89 % jehličnatých stromů, pouze 8 % listnatých stromů a zbylá 3 % tvoří introdukované druhy včetně modřínu opadavého.

Převážná většina lesa v Krkonoších má pozměněnou věkovou, prostorovou a druhovou skladbu. Lesy jsou značně ovlivněny imisní ekologickou kalamitou s vrcholem v 80. letech 20. století a následně biotickými škůdci a abiotickými procesy (Vacek et al. 2007).

### *Horní hranice lesa v Krkonoších*

Rozhodující ekologické faktory, které určují polohu horní hranice lesa v Krkonoších, souvisí s reliéfem pohoří a převládající západní atmosférickou cirkulací (Jeník & Lokvenc 1962). Průměrná nadmořská výška horní hranice lesa v Krkonoších je 1230 m n. m. (Treml & Banaš 2000). V nejnižších nadmořských výškách se horní hranice lesa nachází na závětrných východních svazích, kde jsou časté sněhové závěje a laviny (Jeník & Lokvenc 1962). Nejmenší nadmořské výšky dosahuje horní hranice lesa v Labském dole v nadmořské výšce 960 m n. m. (Treml & Banaš 2000). Nejvyšších nadmořských výšek dosahuje horní hranice lesa v relativně chráněných polohách v závětrí vyšších masivů (Jeník & Lokvenc 1962). Maximální nadmořská výška horní hranice lesa na českém území je v nadmořské výšce 1349 m n. m. na západním svahu Růžové hory. Nejvyšší nadmořské výšky dosahuje horní hranice lesa v Krkonoších na polské straně pohoří (Treml & Banaš 2000), na severním svahu Malého Šišáku ve výšce 1390 m n. m. (Zientarski 1989 in Štursa et al. 2010). Horní hranici lesa snižují edafické faktory, lavinová činnost, vrcholový a údolní efekt (Treml 2000). Na většině lavinových drah sjíždějí laviny do lesa s frekvencí 1-5(10) let, v takto krátkém časovém období se les nestačí přirozeně obnovovat (Kociánová & Spusta 2000) a vzniká dlouhodobě téměř neměnná tzv. zátoková hranice lesa. Antropogenní typ hranice lesa tvoří přibližně jednu třetinu celkové délky horní hranice lesa v Krkonoších. Horní hranice lesa je v Krkonoších snížena antropogenní činností v průměru o 26 m oproti přirozené poloze (Jeník & Lokvenc 1962). Mezi nejčastější dřeviny tvořící horní hranici lesa v Krkonoších patří smrk ztepilý (*Picea abies*), borovice kleč (*Pinus mugo*), bříza karpatská (*Betula carpatica*, Štursa et al. 2010) a na jižním svahu hory Krkonoš (Dlouhý důl) v délce jednoho kilometru buk lesní (*Fagus sylvatica*, Vacek & Jeník 2010).

### *Ochrana přírody*

První obyvatelé se na území Krkonoš usadili ve 12. až 14. století, tito kolonisté zde káceli lesy a zakládali první větší obce. Během 16. a 17. století došlo k výrazné devastaci krkonošských lesů, kvůli získávání dřeva pro doly a hutě, a těžbou nerostných surovin. Vlivem snížení rozlohy lesů

došlo k rozvoji zemědělství, pastevectví a budařství. První snahy o ochranu krkonošské přírody byly zaznamenány na přelomu 19. a 20. století. V roce 1904 Jan Harrach, vlastník rozsáhlého území v západních Krkonoších, vyhlásil první přírodní rezervaci „Strmou stráň“, která se rozkládala na ploše 60 ha v Labském dole na severním svahu Krkonoše (Potocki & Štursa 2007). V roce 1959 vznikl v Polsku Karkonoski Park Narodowy na ploše 5560 ha. Krkonošský národní park byl vyhlášen roku 1963 na rozloze 36 300 ha a na dalších 18 400 ha bylo vyhlášeno ochranné pásmo. Od roku 1992 spadají oba národní parky do sítě biosférických rezervací UNESCO (Potocki & Štursa 2007). V současné době je cílem správy národního parku podporovat přirozený vývoj ekosystémů a zvyšovat ekologickou stabilitu a biodiverzitu (Emmer et al. 2003).

## 2. Metodika

### *Mikroklimatická měření*

Na obou lokalitách byla měřena teplota vzduchu v koruně stromu (přibližně ve výšce 2 m), teplota vzduchu u vzrostlého vrcholu, dále teplota a vlhkost půdy, na jižním svahu ještě teplota kmene v koruně. Hnací silou proudění vody je rozdíl potenciálů. Potenciál je skalární veličina, která nemá směr. Celkový potenciál se skládá z vlhkostního a gravitačního. Vlhkostní potenciál je množství práce vykonané vnějšími silami reverzibilně a izotermě, aby se infinitezimální množství vody přeneslo k uvažovanému bodu z referenční hladiny o stejné koncentraci roztoku a stejném tlaku na hladinu uvažovaného bodu v systému voda-půda. Energie jakou půda poutá vodu, musí být vztahována na jednotku vody, tzn. energie na jednotkový objem v Pa neboli sací tlak (Kutílek 1978). Čím je sací tlak vyšší, tím vyšší energii musí rostlina vynaložit, aby získala vodu z půdy. Změny v sacím tlaku během vegetační sezóny jsou pouze z lokality Bílé Labe jih.

Na konci sezóny byla na obou lokalitách změřena výška stromů, ze kterých byly odebírány vzorky a pomocí přírůstkového nebozezu byly z každého stromu odebrány tři vývrty. Dva pro zjištění růstového trendu a jeden na bázi kmene pro zjištění stáří stromu.

### *Odběr vzorků*

Pro zpracování diplomové práce jsem odebírala mikrovzorky ze smrku ztepilého (*Picea abies* Karst) a to z jedinců rostoucích na horní hranici lesa na severním a jižním svahu Údolí Bílého Labe. Na každé straně údolí bylo vybráno šest dominantních stromů, vizuálně podobného stáří. První odběr byl proveden 26. dubna 2012 pouze na jižní expozici, severní strana byla ještě z důvodu

vysoké sněhové pokrývky nepřístupná (hrozba lavin). Další odběr tentokrát už z obou lokalit byl proveden 7. května 2012. Následovalo dalších 15 odběrů přibližně po 10 dnech až do 25. září 2012.

Mikrovzorky byly odebírány pomocí nástroje Trephor, jenž byl vyvinut v Centro Stude por l' Ambriente Alpino in San Vito di Cadore v Itálii pro odebíráání vzorků z žijících stromů. Nástroj byl testován během vegetační sezóny 2004 a je určen pro dlouhodobé odběry. Ostrá část Trephoru se pomocí kladiva zatluče do stromu a následně krouživým pohybem vyndá. Jeden mikrovzorek má válcovitý tvar, délka je cca 15 mm a průměr 2 mm. Získaný mikrovzorek obsahuje xylémovou, floémovou část a borku (Rossi et al. 2006b). Hned po odběru byly vzorky umístěny do epruet s fixačním roztokem FAA (směs alkoholů). Mikrovzorky byly skladovány ve fixačním roztoku v chladu a následně zpracovány.



Obrázek č. 3: Trephor používaný na získávání mikrovzorků

### *Zpracování vzorků*

Následně byly mikrovzorky zpracovávány v dendrochronologické laboratoři. Vzorky byly zkráceny oříznutím přebytečných částí borky i dřeva. Tužkou byl označen radiální řez. Dále byly převedeny do parafínu. Za tímto účelem musely být zbaveny vody vzestupnou ethanolovou řadou a xylénem. Přesná doba setrvání v jednotlivých koncentracích etanolu a xylému je v tabulce č. 2. Z xylému byly mikrovzorky vloženy do horkého parafínu (cca 65 °C), v kterém byly dvakrát dvě hodiny a poté byly společně s parafínem přelity do papírových krabiček, ve kterých parafín rychle utuhl na vychlazené desce.

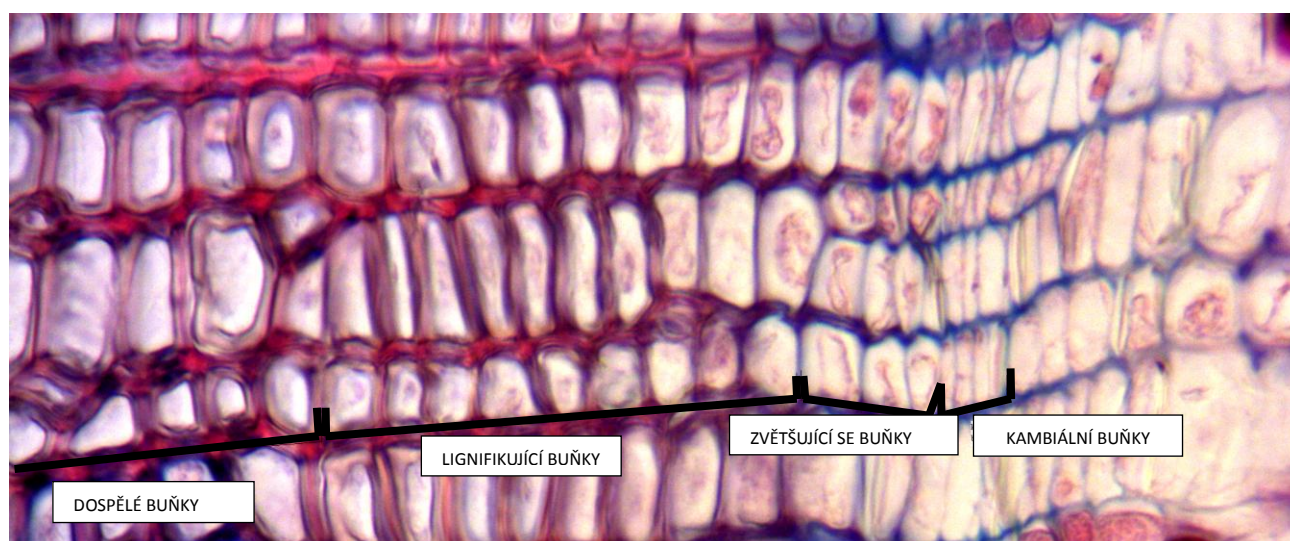
Tabulka č. 3: Podrobný postup odvodnění a vyčištění vzorků

Název chemikálie	Čas (min)
Etanol 70%	120
Etanol 70%	120
Etanol 90%	90
Etanol 90%	90
Etanol 96%	90
Etanol 100%	90
Etanol 100%	90
Xylén	90
Xylén	90
Xylén	90
Parafin	120
Parafin	120

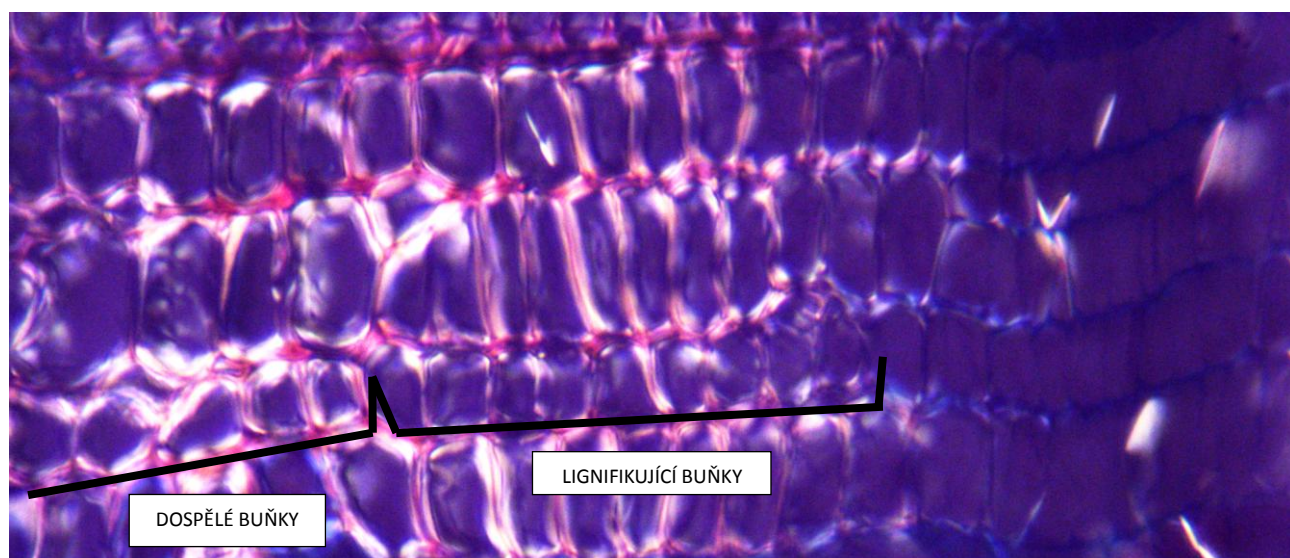
Z tvrdého parafínu byl mikrovzorek vyříznut (společně s částí parafínu) a nalepen na dřevěný bloček. Z takto připravených mikrovzorků byly pomocí mikrotomu řezány 25 µm široké řezy a umístěné na podložní sklíčka s adhezivem a vrstvou vody pro vyrovnání vzorku. Po vyrovnání a přilepení vzorku k podložnímu sklu byl mikrovzorek odparafinován. Poté byl mikrovzorek odmaštěn pomocí sestupné etanolové řady, obarven barvivy Safranin a Astra Modř a následně odvodněn pomocí vzestupné etanolové řady a xylénu. Jako montovací medium byl použit kanadský balzám. Po překrytí krycím sklíčkem byl vzorek zatížen magnetem a vložen do pece na minimálně 6 hodin (tabulka č. 3).

Takto připravené trvalé preparáty, byly očištěny a zkoumány pod mikroskopem. U každého vzorku byl počítán počet kambiálních, zvětšujících se, lignifikujících a dospělých buněk ve třech řadách a počet buněk v předchozím letokruhu. Jako kambiální buňky byly považovány buňky jejíž delší strana byla přibližně třikrát delší než strana kratší. Zvětšující se buňky měly delší stranu méně než třikrát delší než stranu kratší a zároveň jejich stěny ještě nelignifikovaly. Lignifikace byla rozpoznávána pomocí polarizačního světla, které způsobuje světélkování lignifikujících stěn. Lignifikující buňky pod polarizačním světlem světélkovaly modře a zároveň neztratily veškerý

buněčný obsah. Dospělé buňky již neměly žádný buněčný obsah a jejich stěny měly pod polaričním světlem odstíny růžové a červené barvy.



Obrázek č. 4: Zpracovaný mikrovzorek s jednotlivými buněčnými fázemi



Obrázek č. 5: Lignifikující a dospělé buňky pod polarizačním světlem



Tabulka č. 4: Sestupná etanolová řada

Název chemikálie	Čas
Xylén	5
Xylén	5
Etanol 100%	3
Etanol 96%	3
Etanol 90%	3
Etanol 70%	3
Safranin	60
Astra Modř a Safranin	3

Vývrty odebrané přírůstkovým nebozezem byly přilepeny na dřevěnou lištu a pomocí smirkového papíru byly zbroušeny. Na takto upravených vývrtech byly počítány přírůsty pomocí měřicího stolu TimeTable a programu Past. U vývrtů, které neprocházely přesně středem stromu, byl odhadnut počet chybějících letokruhů podle metody Batlloriho a Guttiéreze (2008). Tato metoda je založena na přiložení fólie s letokruhy, která obsahuje křivky s různým průměrem. Po nalezení křivky shodné s posledním letokruhem na vývrtnu se dopočítá počet letokruhů dostředu a jejich velikost na základě posledních přírůstků na vývrtnu. U všech vývrtů byla dopočítána korekce výšky, neboť vývrty nemohly být odebírány úplně u země. Skutečný věk byl dopočítán pomocí vzorce:  $\text{věk} = \exp(x \cdot 0,0071)$ , kde  $x$  je výška vývrtnu od země.

#### Analýza vzorků

Data získaná teplotními čidly na měření teploty vzduchu, půdy a sádrovými tělísky na měření vodního potenciálu půdy (tzv. sacího potenciálu) byla pomocí softwaru Mini32 převedena do Microsoft Excel, kde byla dále zpracovávána. Vytvořila jsem grafy pro teploty na jednotlivých stanovištích i grafy porovnávající obě lokality. Pro výpočet desetidenního klouzavého průměru jsem použila data z 10 předchozích dní od 8. května, neboť na severní lokalitě byla čidla umístěna až při prvním odběru 7. května.

Pro každý odběr a každý strom byl spočítán průměr pro počet buněk jednotlivých fází ze tří počítaných radiálních řad. Kvůli odstranění vlivu rozdílně přirůstajících stromů, byl výsledný počet buněk normován pomocí následujícího vztahu:

$$\bar{x} = \frac{w_1 x_1 + w_2 x_2 + w_3 x_3 + \dots + w_n x_n}{w_1 * w_2 * w_3 * \dots * w_n}$$

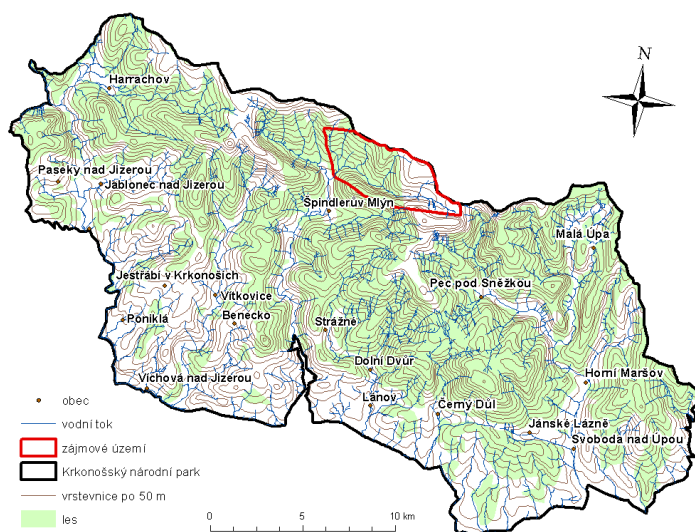
kde  $w$  je počet buněk v předchozím letokruhu a  $x$  je počet buněk v určité fázi.

Ze získaných dat byl určen začátek, vrchol a konec kambiální aktivity a dalších fází xylogeneze. Výsledné grafy jsem porovnávala mezi severní a jižní expozicí a také s teplotou vzduchu, půdy a sacím tlakem. Na závěr jsem porovnávala věk a výška stromů na obou stranách údolí. Za zahájení kambiální aktivity bylo považováno zvýšení množství kambiálních buněk na více než 6 kusů, ukončení nastalo, pokud bylo kambiálních buněk šest a méně. Toto jsem zjistila u jednotlivých stromů i za celé stanoviště, průměrné hodnoty za celá stanoviště byla vynesena do grafů. Průměrné a maximální teploty vzduchu v jednotlivých fázích buněk jsem vypočetla na základě průměrných teplot z 10 a 3 předchozích dní.

V programu Past jsem získané přírůstky porovnávala s letokruhovou řadou a opravila chyby.

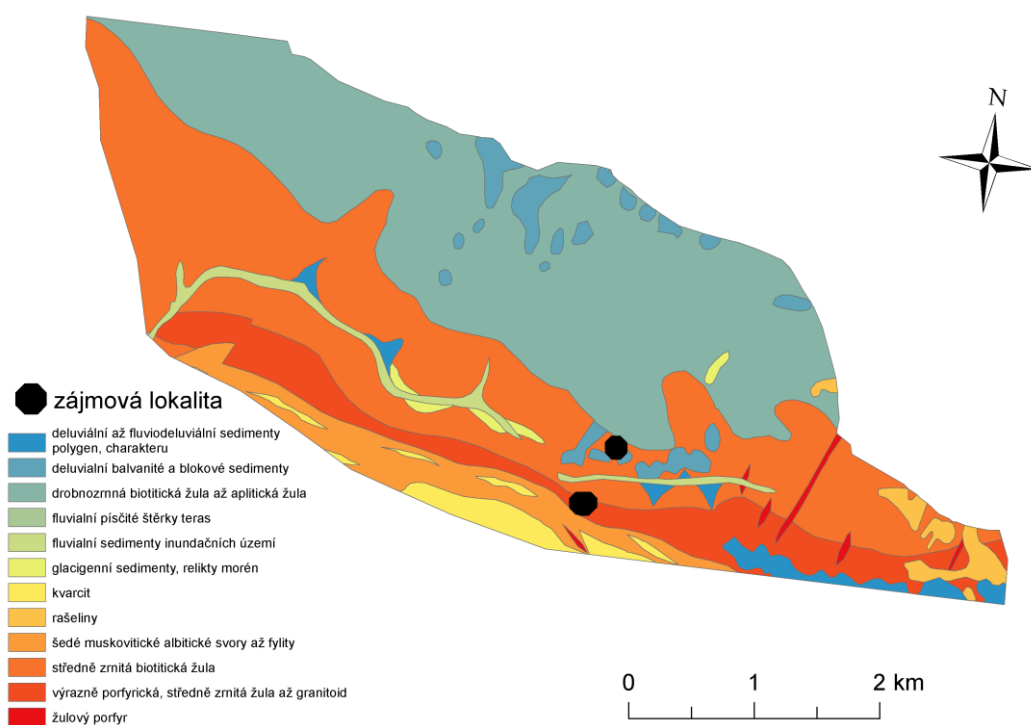
### *Zájmové lokality*

Zájmové lokality se nachází v dole Bílého Labe ve východní části Krkonoš. Jedná se o údolí západovýchodního směru (jedno z anemoorografických údolí). Údolím protéká Bílé Labe, které pramení nedaleko Luční boudy (v nadmořské výšce cca 1400 m n. m.) a vlévající se do Labe nad Špindlerovým Mlýnem. Jižní stranu údolí tvoří svah Stříbrného vrchu (1490 m n. m.) a severní stranu Kozí hřbety s vrcholem Krakonoš (1421 m n. m.) a Luční hora (1555 m n. m.).

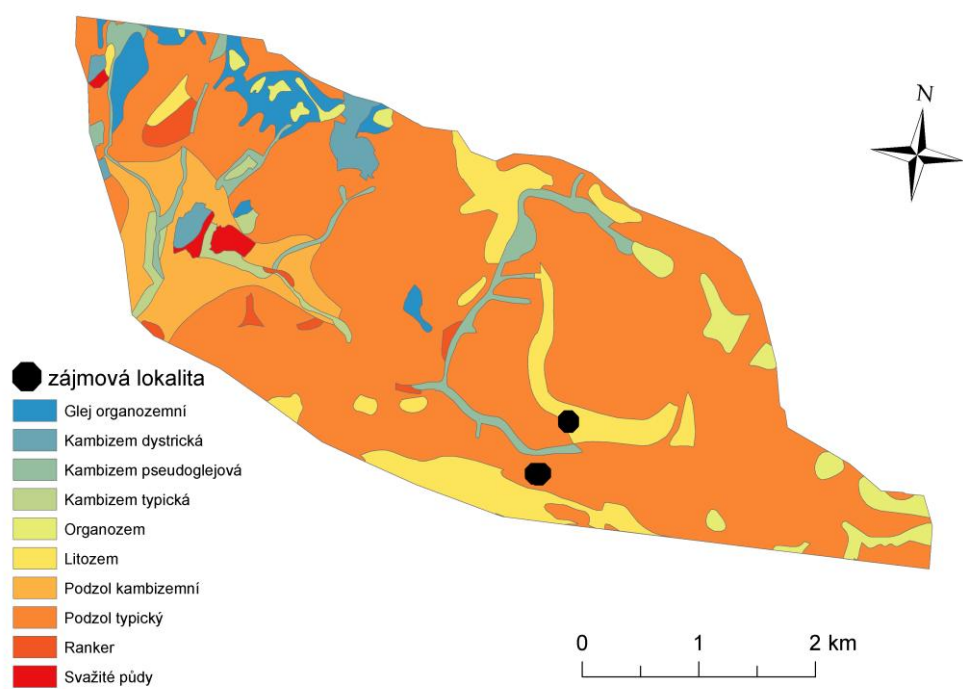


Obrázek č. 6: Poloha zájmového území (dolu Bílého Labe) v rámci Krkonošského národního parku (podkladová data: Správa Krkonošského národního parku)

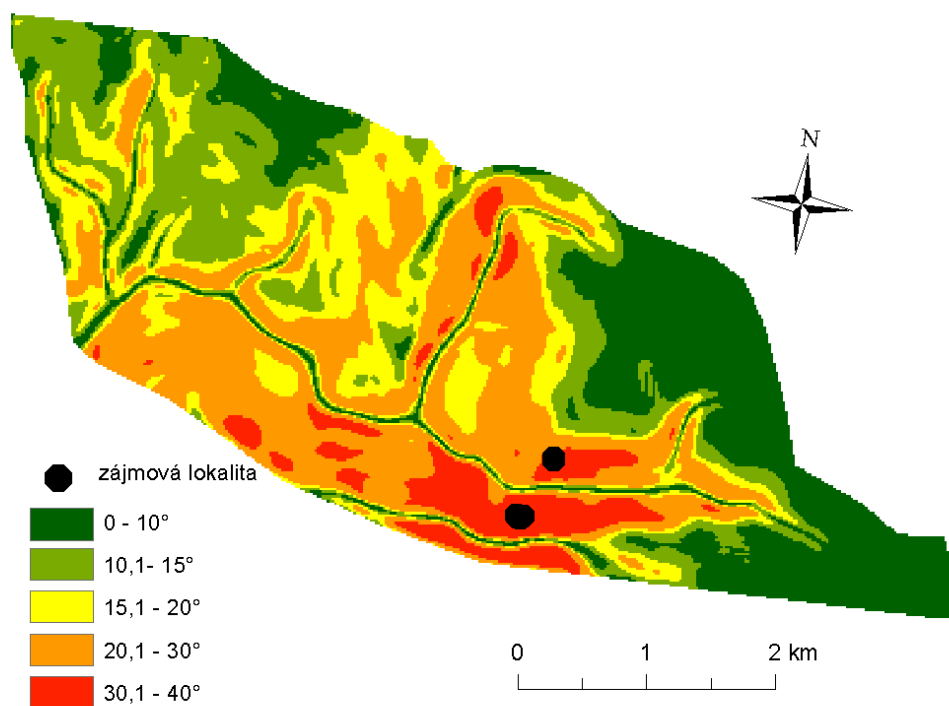
Na severní lokalitě tvoří geologický podklad výrazně porfyrická, středně zrnitá žula až granidiorit, na jižním svahu středně zrnitá biotitická žula spolu s deluviálními a blokovými sedimenty (Základní geologická mapa ČR). Půdní pokryv severní lokality je tvořen typickým podzolem a na jižní lokalitě litozemí s příměsí typického podzolu (půdní mapa 1:50 000, AOPK ČR). V podrostu smrků se na jižní lokalitě vyskytují brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), brusnice brusinka (*Vaccinium vitis*), sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) a vřes obecný (*Calluna vulgaris*), na severní lokalitě dominuje papratka alpská (*Athyrium alpestre*) a třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*). Severní lokalita leží v nadmořské výšce 1240-1250 m n. m. na svahu se sklonem 32-40°. Jižní lokalita má nadmořskou výšku 1265-1280 m n. m. a sklon 27-32°.



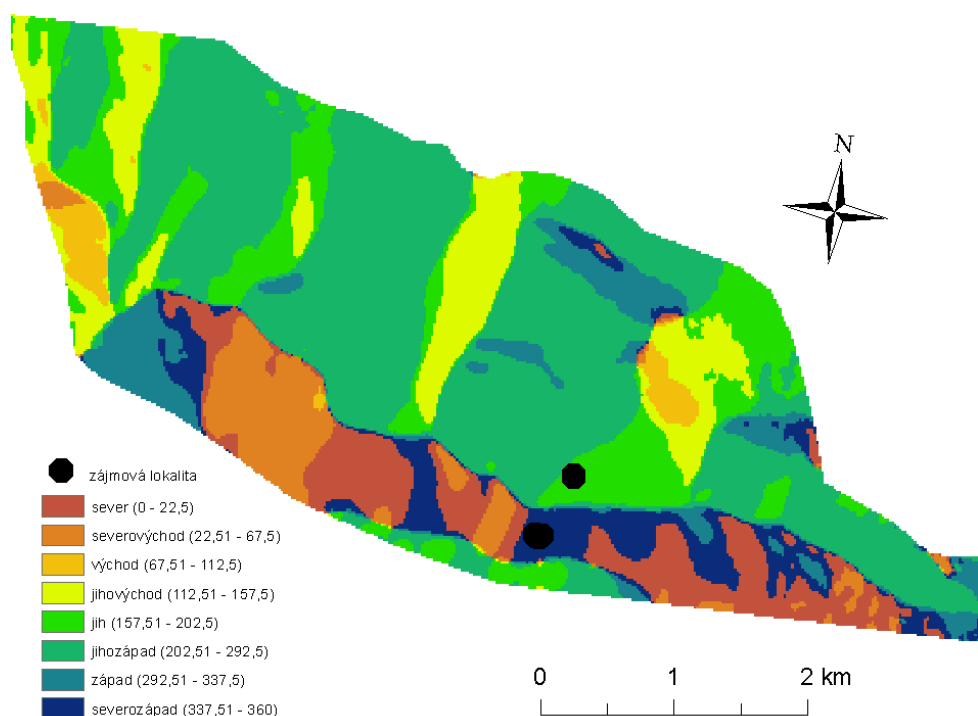
Obrázek č. 7: Geologická stavba údolí Bílého Labe (podkladová data: Základní geologická mapa 1: 50 000 - Česká geologická služba)



Obrázek č. 8: Půdní pokryv (podkladová data: Půdní mapa 1: 50 000 – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR)



Obrázek č. 9: Sklonitost údolí Bílého Labe (podkladová data: ZABAGED)



Obrázek č. 10: Orientace svahů v údolí Bílého Labe (podkladová data: ZABAGED)

## 4. Výsledky

### *Teplota a vlhkost půdy*

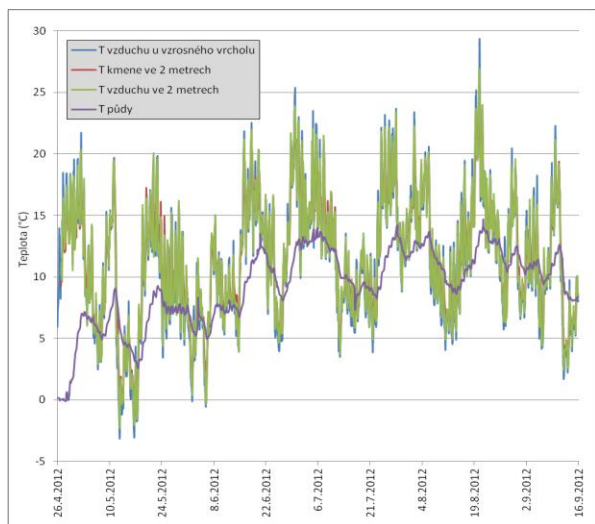
Průměrná teplota vzduchu za celé sledované období byla na obou lokalitách velice podobná. Průměrná teplota vzduchu u vzrostného vrcholu byla na lokalitě Bílé Labe jih 11,3 °C a na protilehlé lokalitě o 0,2 °C nižší. Podobně i průměrná teplota vzduchu ve 2 metrech byla na jižní lokalitě o 0,1 °C vyšší než na lokalitě se severní expozicí. Maximální teploty vzduchu byly nepatrně vyšší na jižní expozici a minimální teploty byly mírně nižší na severní expozici. Je zřejmé, že teploty vzduchu v koruně jsou více chráněné než teploty vzduchu u vzrostného vrcholu, proto teploty u vzrostného vrcholu vykazují mírně vyšší amplitudu. Podobný jev je pozorovatelný i u teploty půdy, kde je minimální i maximální teplota nejnižší.

Tabulka č. 5: Teplotní charakteristika obou lokalit

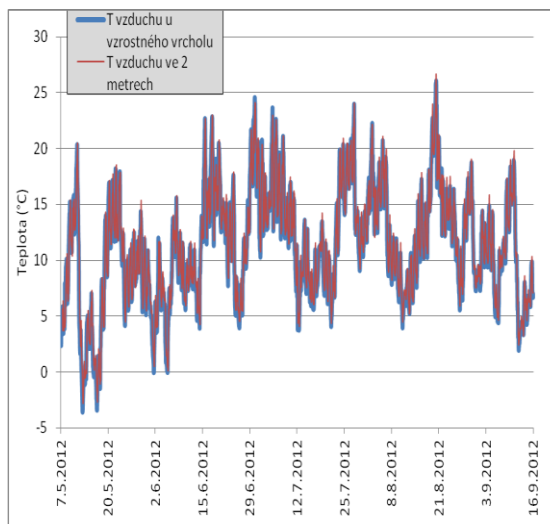
Teplotní charakteristika obou expozic			Bílé Labe - jih	Bílé Labe - sever
<b>Teplota vzduchu u vzrostného vrcholu (°C)</b>				
<i>průměrná</i>			11,3	11,1
<i>maximální</i>			29,3	26,1
<i>minimální</i>			-3,17	-3,60
<b>Teplota vzduchu ve 2 metrech (°C)</b>				
<i>průměrná</i>			11,5	11,4
<i>maximální</i>			26,9	26,7
<i>minimální</i>			-2,29	-2,78
<b>Teplota kmene ve 2 metrech (°C)</b>				
<i>průměrná</i>			11,7	x
<i>maximální</i>			25,7	x
<i>minimální</i>			-0,83	x
<b>Teplota půdy (°C)</b>				
<i>průměrná</i>			9,26	x
<i>maximální</i>			14,7	x
<i>minimální</i>			-0,11	x

Z obrázku č. 11 (Teplota vzduchu a půdy- Bílé Labe jih) je patrné, že teplota vzduchu u vzrostného vrcholu, teplota vzduchu v koruně a teplota kmene jsou téměř shodné. Pouze teplota půdy má menší výkyvy a je mírně opožděná, nicméně hlavní trendy zachovává. Na severní expozici (obrázek č. 12) nejsou z grafu pozorovatelné žádné rozdíly v teplotě vzduchu u vzrostného vrcholu a teplotě vzduchu v koruně. Teplota půdy a vlhkost půdy na severní lokalitě není bohužel známá, protože čidla na jejich měření nebyla nalezena. Pokud vytvoříme graf klouzavých desetidenních průměrů (obrázek č. 13) z teplot vzduchu u vzrostného vrcholu a teplot ve 2 metrech nad zemí pro obě lokality, zjistíme opět téměř shodný trend. Při podrobnějším prozkoumání je vidět, že na začátku a na konci sledovaného období jsou větší rozdíly v teplotách vzduchu mezi 2 metry a vzrostným vrcholem a mezi expozicemi. Z tohoto grafu je dobře patrný vývoj teplot během sledovaného období, je zřejmé, že přibližně každých 5 dní docházelo k prudké změně teploty. Pokud porovnáme rozdíly mezi teplotou vzduchu ve 2 metrech a teplotou vzduchu u vzrostného vrcholu, zjistíme, že větší rozdíly jsou na severní lokalitě, kde dosahují až 1,2 °C. Křivka rozdílů teplot na severní lokalitě je více rozkolísaná než na jižní lokalitě. Na obou lokalitách jsou pozorovatelné větší rozdíly v první části sledovaného období.

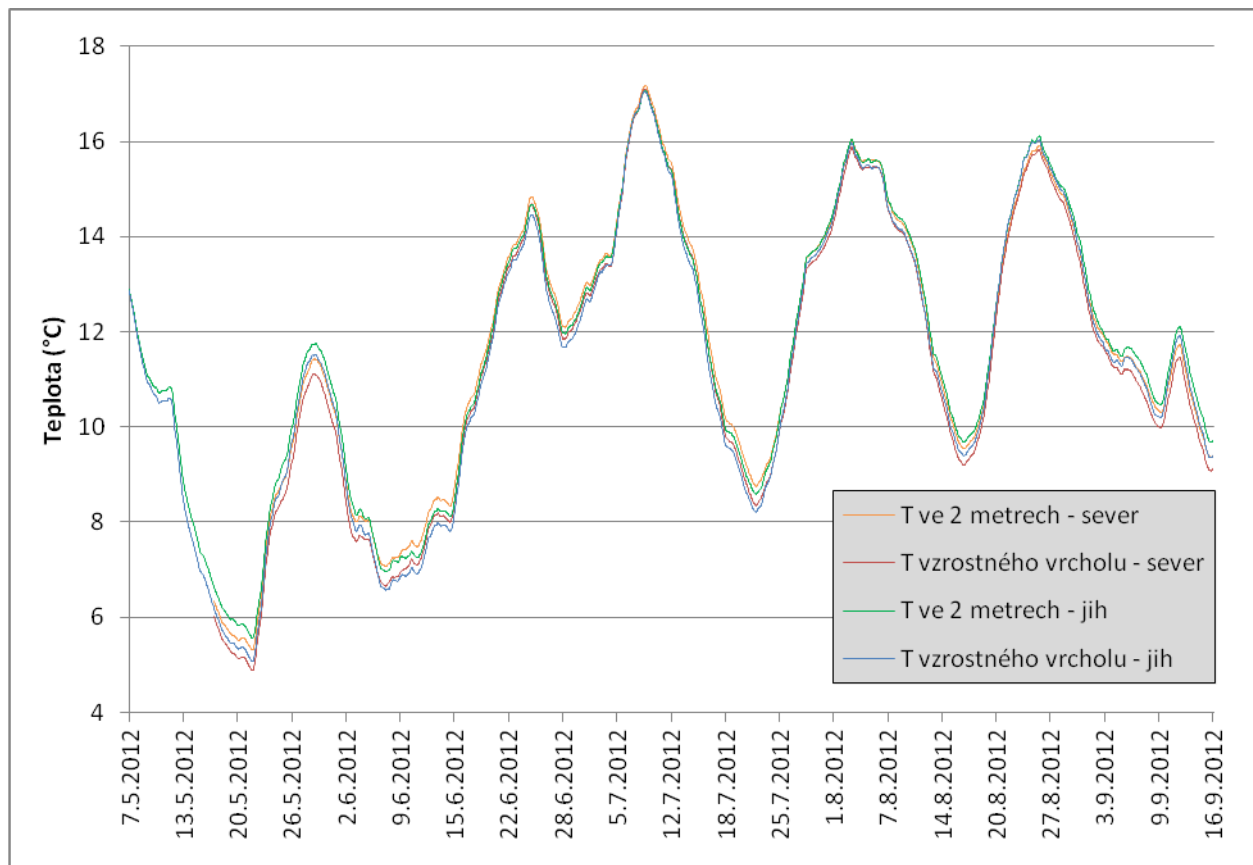
Obrázek č. 11: Teploty vzduchu a půdy - jih



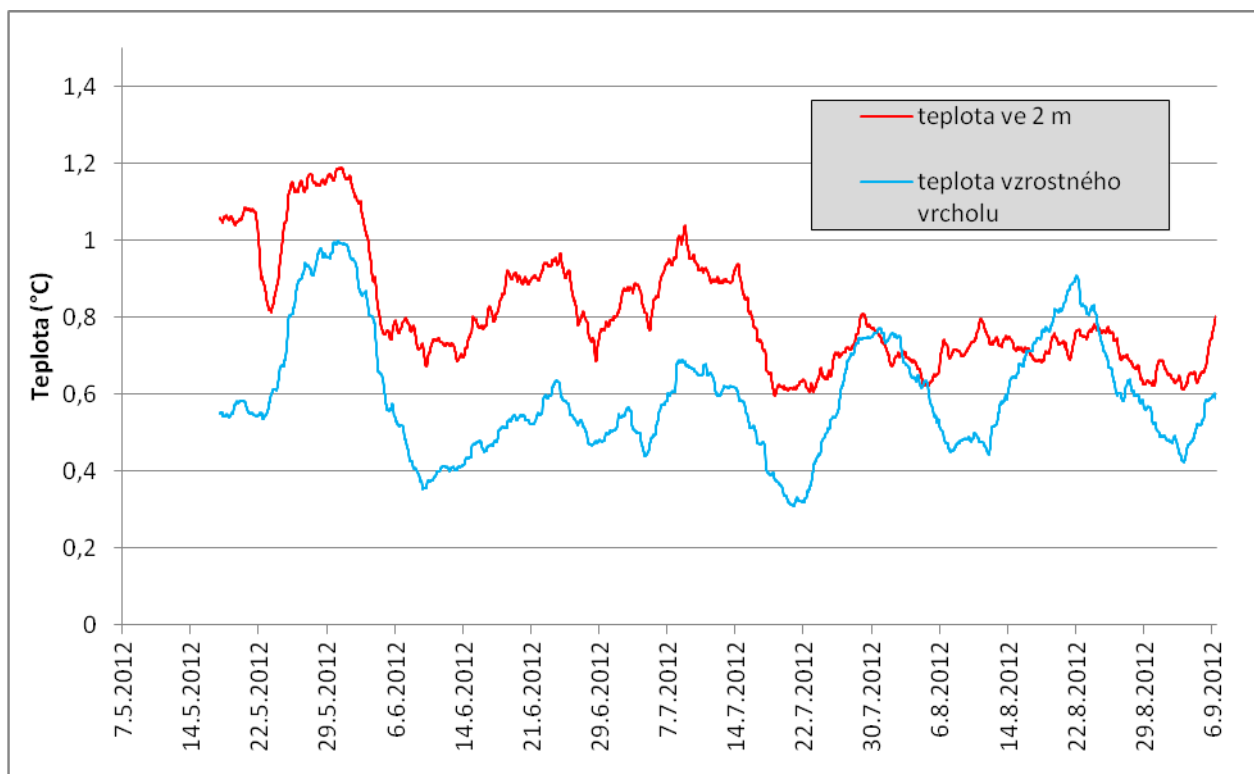
Obrázek č. 12: Teploty vzduchu – sever



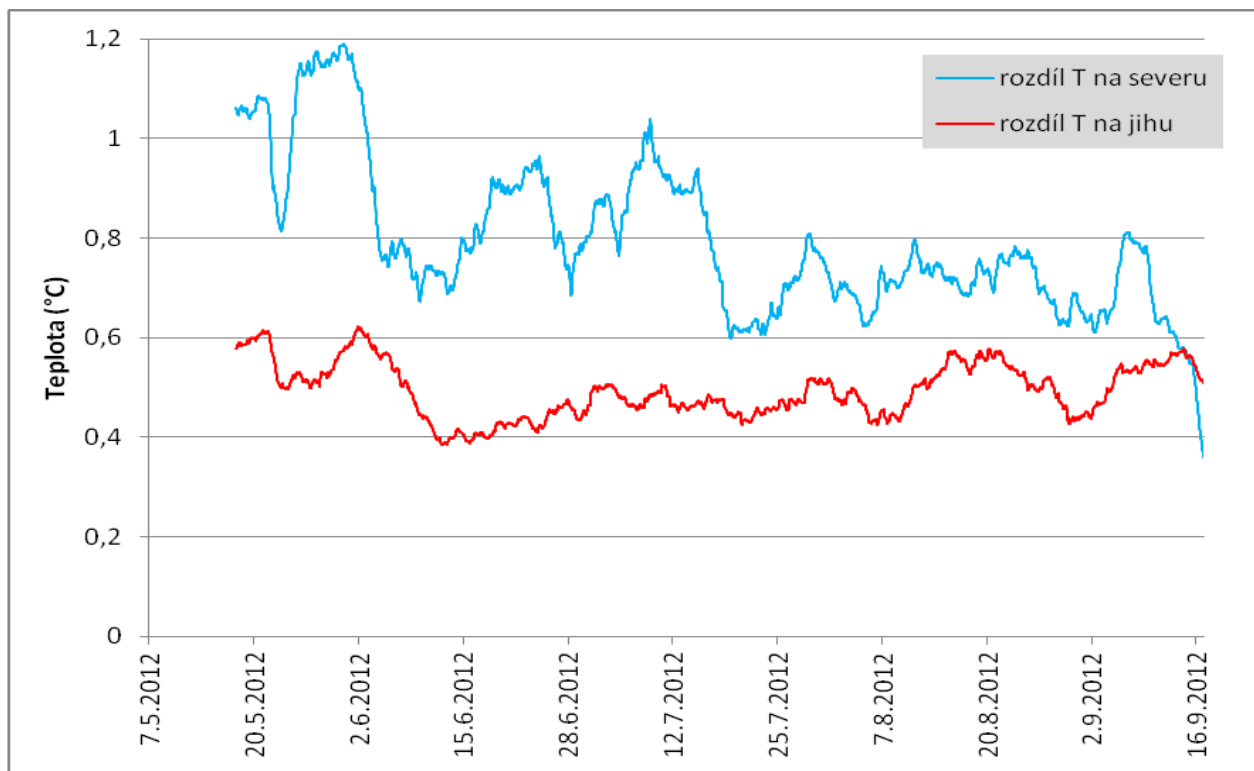
Obrázek č. 13: Klouzavý desetidenní průměr teplot vzduchu na severní a jižní lokalitě



Obrázek č. 14: Klouzavý desetidenní průměr rozdílů teplot vzduchu na jižní a severní lokalitě

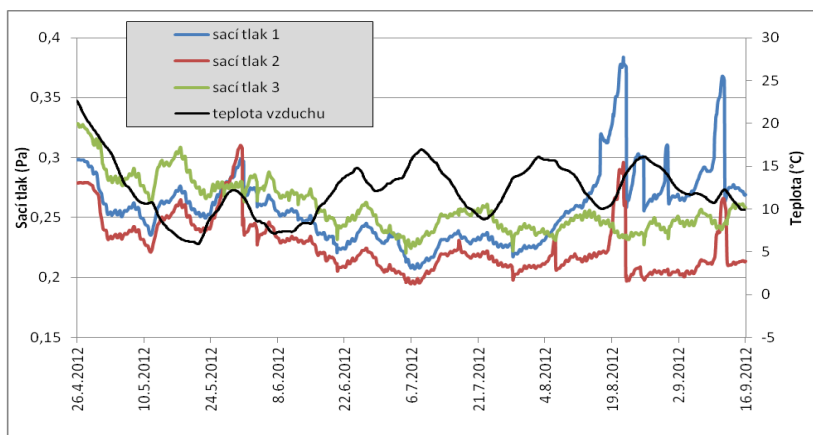


Obrázek č. 15: Rozdíl teploty vzduchu vzrostného vrcholu a teploty vzduchu ve 2 m





Obrázek č. 16: Velikost sacího tlaku



Datalogger pro měření vlhkosti byl opatřen třemi čidly, proto jsou na obrázku č. 15 tři křivky. Sací tlak byl během sledovaného období poměrně malý. To znamená, že byl dostatek vlhkosti v půdě. Nicméně byla zaznamenána čtyři výraznější zvýšení a to v polovině května, na konci května, ke konci srpna a v polovině září. Kromě konce května se tyto události neshodovaly se zvýšením teploty vzduchu (desetidenním klouzavým průměrem).

#### *Načasování a průběh xylogeneze*

První nové kambiální buňky byly pozorované na jižní lokalitě 26. dubna a to u třech stromů, u všech stromů byly nalezeny až 18. května (139 den v roce). V tento datum byly nalezeny první nové kambiální buňky na severní lokalitě, ale pouze u dvou stromů. U všech stromů byly nové kambiální buňky na severní lokalitě 29. 5. (150 DVR). Svého vrcholu dosáhla kambiální aktivita 26. 6. (178 DVR) na jižní lokalitě a až 20. 7. na severní straně. Pozdní datum může být způsobeno nedostatkem dat z předchozích odběrů. Konec kambiální aktivity byl na severní lokalitě zaznamenán 26. 8. (239 DVR) a na jižní lokalitě o 16 dní dříve 20. 8. (223 DVR). První zvětšující se buňky se na obou lokalitách objevily 18. 5. (139 DVR). Svého vrcholu dosáhly na severní straně 12. 7. (194 DVR) a na jižní straně 20. 7. (202 DVR). Poslední zvětšující se buňky byly nalezeny 17. 8. (240 DVR) na obou lokalitách. První lignifikující buňky se objevily v severní expozici 7. 6. (159 DVR) a na jižní expozici 16. 6. (168 DVR). Svého vrcholu dosáhly na obou lokalitách 20. 7. (202 DVR). Poslední lignifikující buňky byly pozorovány 6. 9. (250 DVR) opět na obou lokalitách. První dospělé xylémové buňky byly pozorovány 16. 6. (168 DVR) na severní straně a 26. 6. (178 DVR) na jižní straně. Kambiální aktivita trvala na jižní lokalitě 84 dní a na severní 58 dní. Doba

během, které se buňky zvětšovaly, trvala na obou lokalitách shodných 101 dní. Doba lignifikace byla kratší na jižní lokalitě (82 dní) a o 9 dní déle trvala na severní lokalitě.

Tabulka č. 6: Průběh xylogeneze na lokalitě Bílé Labe sever

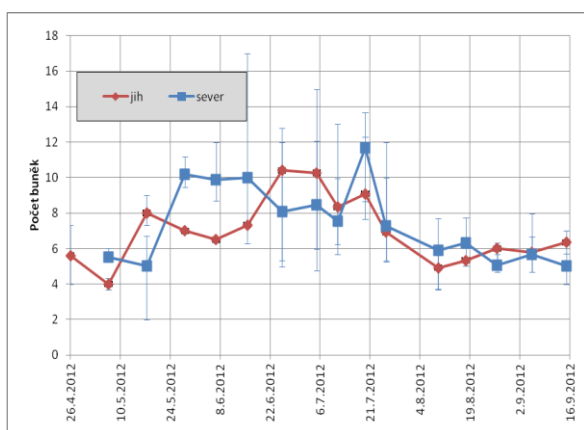
Bílé Labe - sever	Kambiální buňky			Zvětšující se buňky			Lignifikující buňky			Dospělé buňky	
	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	
datum	29.5.2013	20.7.2012	26.7.2012	18.5.2012	12.7.2012	27.8.2012	7.6.2012	20.7.2012	6.9.2012	16.6.2012	
den v roce	150	202	208	139	194	240	159	202	250		168
teplota vzduchu (°C) - 3 denní pr.	9,3	16,6	8,8	1,8	13,8	13,1	6,8	16,6	11,6		8,6
teplota vzduchu (°C) - 10 denní pr.	11,2	10	10,6	6,1	15,6	15,6	7,1	10	11,5		9
maximální teplota vzduchu (°C)	18,5	17,4	20,9	20,5	23	26,7	15,4	17,4	19,1		15,8

Tabulka č. 7: Průběh xylogeneze na lokalitě Bílé Labe jih

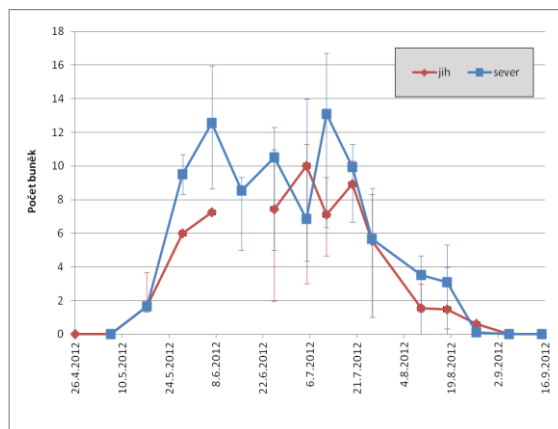
Bílé Labe - jih	Kambiální buňky			Zvětšující se buňky			Lignifikující buňky			Dospělé buňky	
	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	vrchol	konec	začátek	
datum	18.5.2012	26.6.2012	10.8.2012	18.5.2012	20.7.2012	27.8.2012	16.6.2012	20.7.2012	6.9.2012	26.6.2012	
den v roce	139	178	223	139	202	240	168	202	250		178
teplota vzduchu (°C) - 3 denní pr.	2	10,6	10,2	2	9,5	13,1	10,7	9,5	11,9		10,6
teplota vzduchu (°C) - 10 denní pr.	6,6	14,1	14,4	6,6	9,9	15,8	8,7	9,9	11,7		14,1
maximální teplota vzduchu (°C)	19,5	21,3	21,4	19,5	16,8	25,7	14,4	16,8	19,6		21,3
teplota půdy (°C) - 10 denní pr.	5,6	10,8	12,3	5,6	10,1	12,5	7	10,1	11		10,8
maximální teplota půdy (°C)	9,1	13,5	13,7	9,1	12,4	14,7	8,1	12,4	12,4		13,5
sací potenciál (J/kg)	0,26	0,23	0,23	0,26	0,23	0,26	0,25	0,23	0,24		0,23

Kambiální aktivita byla zahájena dříve na jižní lokalitě, nicméně poté následoval rychlý nástup na severní lokalitě a od druhé poloviny června zintenzivnění kambiální aktivity na jižní lokalitě. Od konce července byl na obou lokalitách zaznamenáván postupný konec kambiální aktivity. Na severní lokalitě byly zaznamenány větší rozdíly v množství kambiálních buněk v rámci stanoviště (chybové úsečky znázorňují počty buněk). Vývoj počtu zvětšujících se buněk na obou lokalitách měl velmi podobný průběh s tím rozdílem, že na severní straně vzniklo více zvětšujících se buněk. Maximální produkce zvětšujících se buněk probíhala od konce května do poloviny srpna. První lignifikující buňky se objevily na severní lokalitě, následoval jejich prudký nárůst do konce července a poté jejich pomalý pokles. Opět je zde vidět větší množství buněk na severní lokalitě a větší rozdíly v rámci stanoviště. První dospělé buňky byly nalezeny na severní lokalitě, ale pouze u jednoho stromu. Jelikož jsou do grafu použity průměrné hodnoty za stanoviště, není toto z grafu zřejmé. Od konce června dochází k výraznému nárůstu dospělých buněk - opět jich je více na severní lokalitě.

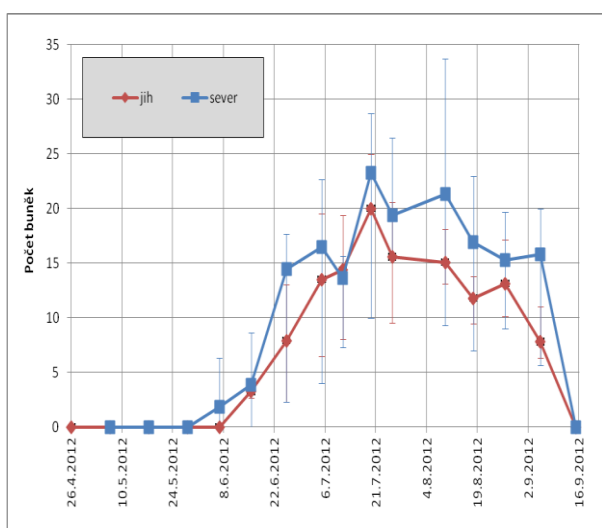
Obrázek č. 17: Vývoj počtu kambiálních buněk



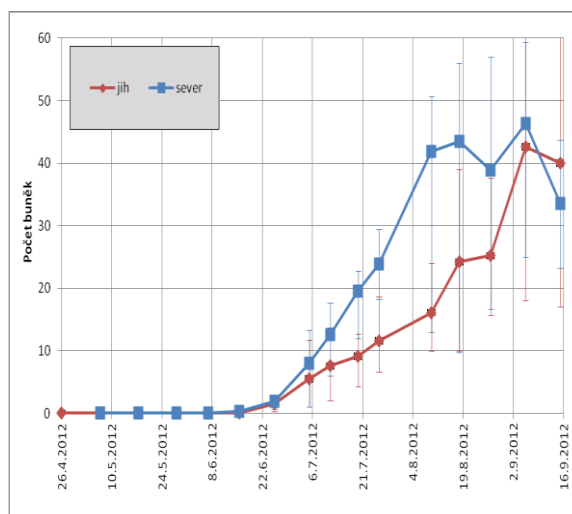
Obrázek č. 18: Vývoj počtu zvětšujících se buněk



Obrázek č. 19: Vývoj počtu lignifikujících buněk

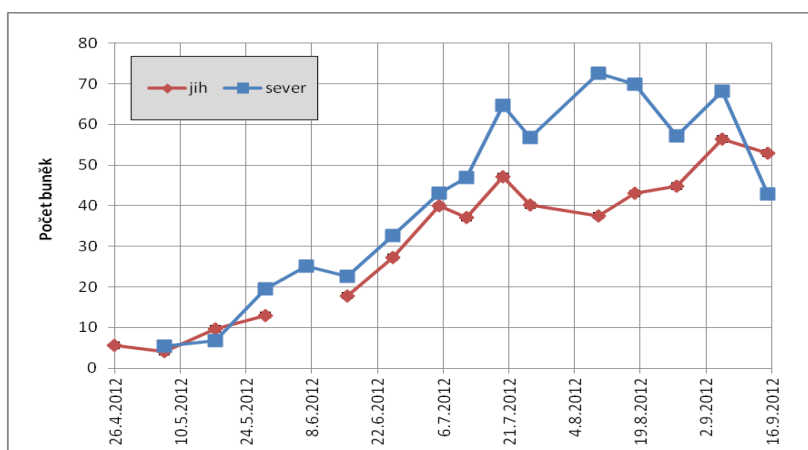


Obrázek č. 20: Vývoj počtu dospělých buněk



Jak již bylo zřejmé z předchozích grafů, na severní lokalitě bylo vytvořeno více nových buněk xylému než na jižní lokalitě. Tyto hodnoty jsou kumulativní součty vážených průměrů za celé stanoviště. Absolutně nejvíce nových buněk bylo nalezeno na stromu na severní expozici a to 96 nových buněk xylému a jižní expozici dominovat strom s 80 novými buňkami xylému. V ideálním případě by měl mít graf od začátku až do konce sledovaného období vzrůstající tendenci. Drobné výkyvy vznikly tím, že vzorky nebyly odebírány vždy z úplně stejného místa a tím, že v jednotlivých řadách se počet buněk drobně liší. Prerušení křivky pro jižní lokalitu je způsobeno tím, že do grafu byly použity pouze ty vzorky, ze kterých bylo možné zjistit počet buněk v každé fázi xylogeneze.

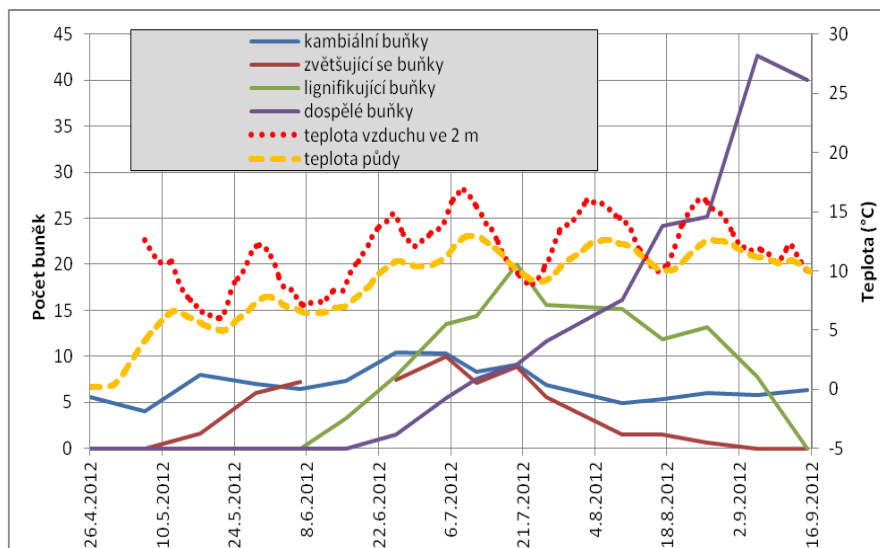
Obrázek č. 21: Kumulativní počet buněk



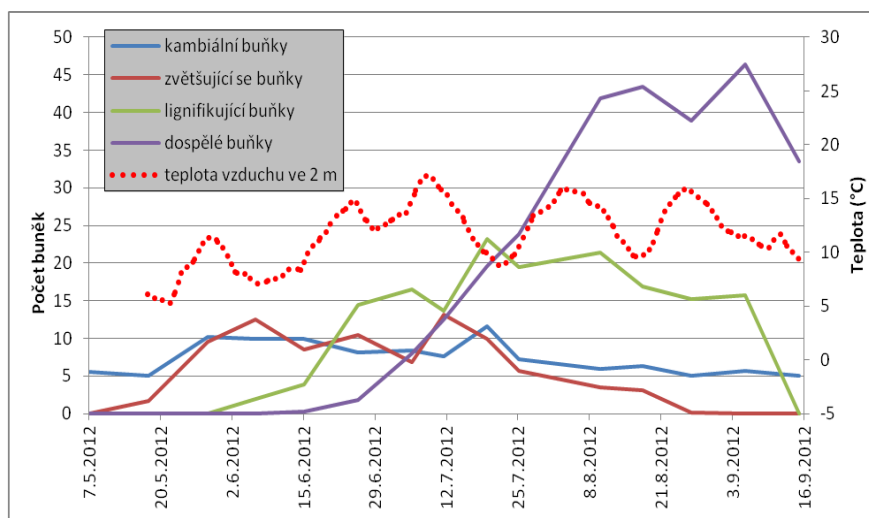
#### Mikroklimatické podmínky a xylogeneze

Kambiální aktivita byla na jižní lokalitě zahájena při průměrných denních teplotách vzduchu 6,6 °C a teplotách půdy 5,6 °C. Na severní lokalitě byla zahájena při vyšších teplotách (11,2 °C). Svého vrcholu dosáhla při průměrných denních teplotách 14,1 °C na jižní straně a 10 °C na severní straně. Při velmi podobných teplotách byla kambiální aktivita ukončena. První zvětšující se buňky se objevily při průměrných denních teplotách vzduchu okolo 6 °C (6,6 °C na jižní lokalitě a 6,1 °C na severní). Nejvíce zvětšujících se buněk bylo na jižní lokalitě při teplotách 9,9 °C a na severní při teplotách 15,6 °C. Poslední zvětšující se buňky byly nalezeny při teplotách přibližně 16 °C (15,8 °C na jižní a 15,6 °C na severní lokalitě). První lignifikující buňky byly nalezeny na severní straně při průměrných denních teplotách vzduchu 7,1 °C a na severní straně při 8,7 °C. Svého maxima dosáhly přibližně při 10 °C (9,9 °C na jižní a 10 °C na severní lokalitě). Lignifikace byla ukončena při teplotách okolo 12 °C (11,7 °C na jižní lokalitě a 11,5 °C na severní). První dospělé buňky byly nalezeny na severní lokalitě při 9 °C a na jižní při 14,1 °C. Tyto průměrné denní teploty byly počítány na základě klouzavého průměru deseti předchozích dní. Při použití tří denního klouzavého průměru se změnila teplota hlavně na začátku vegetačního období.

Obrázek č. 22: Jednotlivé fáze xylogeneze a průběh teplot na lokalitě Bílé Labe jih. Teplota vzduchu a teplota půdy je znázorněna jako desetidenní klouzavý průměr (z 10 předchozích dní).



Obrázek č. 23: Jednotlivé fáze xylogeneze a průběh teplot na lokalitě Bílé Labe sever. Teplota vzduchu a teplota půdy je znázorněna jako desetidenní klouzavý průměr (z 10 předchozích dní).



Na obrázku č. 21 a 22 je dobře vidět průběh jednotlivých fází xylogeneze. Nejdříve se objevily kambiální buňky následovaly zvětšující se, lignifikující a dospělé. Na jižní lokalitě lze částečně pozorovat zvětšení počtu kambiálních a zvětšujících se buněk s teplotou. Na severní lokalitě je pozorovatelné zvýšení počtu kambiálních buněk se zvyšující se teplotou na konci května. Na navýšení kambiálních buněk navazovalo zvýšení počtu zvětšujících se buněk, které bylo asi o 5 dní

opožděné. Zvýšení počtu zvětšujících se buněk nastalo při zvýšení teploty vzduchu v druhé polovině června a v polovině července.

V polovině a na konci května byly pozorovány dvě období výrazného zvýšení sacího tlaku. Druhé zvýšení, které nastalo pravděpodobně díky zvýšení teploty vzduchu, mohlo způsobit snížení počtu kambiálních buněk na jižní lokalitě na konci května a začátku června. Při prvním zvýšení nebyla žádná reakce zaznamenána. U zvětšujících se buněk se nedostatek vláhy také neprojevil. Výrazná zvýšení na konci vegetačního období už na xylogenezi neměla žádný vliv.

#### *Charakteristika jednotlivých stromů*

Vybrané stromy na severní i jižní lokalitě byly v průměru vysoké 12 metrů, na jižní straně byly v průměru 120 staré a na severní straně o 10 let starší. Nejmladší strom (77 let) se nacházel na severní expozici a nejstarší (178 let) se nacházel na jižní expozici. Závislost mezi výškou a stářím stromu byla prokázána na severní straně (Spearmanův korelační koeficient 0,714), na jižním svahu statistická významnost prokázána nebyla (Spearmanův korelační koeficient 0,057).

*Tabulka č. 8: Stáří a výška vybraných stromů*

strom BLJ	výška (m)	věk	strom BLS	výška (m)	věk
1	14	178	1	12,5	118
2	12	117	2	10,5	142
3	10	112	3	12	147
4	13,5	82	4	9,5	77
5	10	137	5	13,5	154
6	13	91	6	13	143
průměr	12,08	120	průměr	11,83	130,17

## 5. Diskuze

#### *Mikroklimatické poměry*

Podle dat z meteorologické stanice v Peci pod Sněžkou (824 m n. m.) bylo vegetační období (duben-září) roku 2012 teplotně i srážkově průměrné. Za vegetační sezónu spadlo přibližně 660 mm srážek, to je pouze o 45 mm více oproti normálu (1961-1990). Srážkově nadprůměrně bohatý byl červenec, srážky dosáhly 250 mm, což je dvakrát více než je dlouhodobý průměr. Naopak v září bylo srážek dvakrát méně než je dlouhodobý průměr. Teploty v květnu, červnu a červenci byly lehce nad průměrem (cca o 1 °C). Po zbytek vegetačního období byly shodné s normálem (ČHMÚ).

Průměrná teplota na zkoumaných lokalitách se ve vegetační období pohybovala kolem 11 °C. Nejnižší teploty byly zaznamenány v polovině května (-3,6 °C) a maximální v polovině srpna (29,3 °C). Podobná průměrná teplota vzduchu byla zaznamenána v oblasti Cortina d'Ampezzo v Italských Alpách a to přibližně 9 °C a 11 °C. Vyšší teplota byly zaznamenána v roce 2003, který byl na mnoha místech v Evropě nadprůměrně teplý (Rossi et al. 2007a). Průměrná teplota půdy byla 9,24 °C.

Teplota vzduchu ve 2 metrech, teplota vzduchu u vzrostného vrcholu a teplota kmene byly velmi podobné v rámci jednoho stanoviště i při porovnání obou lokalit. Drobné rozdíly byly pozorovány na začátku a konci sledovaného období. Podobné výsledky byly zaznamenány i na italské lokalitě Cortina d'Ampezzo (Rossi et al. 2007a) a také v Krkonoších a Jeseníkách byly pozorovány podobné teploty na jižních a severních svazích, nicméně jižní svahy byly mírně teplejší (Tremel & Banaš 2008). Větší rozdíly v teplotách na začátku a konci vegetačního období jsou způsobeny většími rozdíly v osvětlení svahů (Plesník 1971). Rozdíly v teplotách mezi vzrostným vrcholem a 2 metry nad zemí byly větší a variabilnější na severní straně, hlavně v první části vegetační sezóny. To může být opět způsobeno postavením slunce, jehož záření dopadá na zemský povrch pod menším úhlem na začátku a konci vegetační sezóny. V našich podmínkách je největším úhel dopadu slunečního záření během letního slunovratu. Menší úhel dopadu slunečního záření způsobuje to, že severní svahy jsou často zastíněné, naopak při větším úhlu jsou rozdíly mezi severním a jižním svahem menší (Bach & Price 2012). Sací potenciál byl během vegetačního období poměrně nízký, to znamená, že byl dostatek vlhkosti v půdě. Během sledovaného období byly zaznamenány čtyři výrazné výkyvy. Druhý z nich (v druhé polovině května) se shodoval s nárůstem průměrné teploty, poslední zvýšení (v polovině září) bylo pravděpodobně způsobeno nízkým množstvím srážek během září. Zbýlé dva výkyvy se neshodovaly s nárůstem teploty ani poklesem srážek.

#### *Načasování a průběh xylogeneze*

Kambiální aktivita byla zahájena na jižní lokalitě v polovině května (139 DVR) a na severní na konci května (150 DVR). Podobná doba zahájení kambiální aktivity je známa z výzkumu Rossiho a kolektivu (2006a), který zjišťoval kambiální aktivitu na horní hranici lesa na smrku ztepilém (*Picea abies*) v oblasti Cortina d'Ampezzo. Tato lokalita je sice výše položená (2080 m n. m.), ale v druhé polovině května zde byly dvakrát vyšší průměrné teploty vzduchu než v dole Bílého Labe. V této době byla xylogeneze zahájena také na borovici bělokoré (*Pinus leucodermis*) na italského masivu

Pollino, při průměrných teplotách vzduchu pod 10 °C (Deslauriers et al. 2008). Podle Rossiho a kolektivu (2006a) vrchol kambiální aktivity nastává v době okolo letního slunovratu, kdy je délka dne nejdelší. Častěji se setkáváme s vrcholem před letním slunovratem než po něm. Tomuto tvrzení moje výsledky z Krkonoš neodpovídají. Na jižní straně byl vrchol kambiální aktivity zaznamenán pár dní po letním slunovratu (178 DVR). Podobné načasování a teplota vzduchu byla pozorována na švýcarské lokalitě Lötschental (Moser et al. 2009). Takto pozdní vrchol je v porovnání s jinými autory výjimečný, většinou kambiální aktivita dosáhla svého vrcholu do poloviny června (např. Gruber et al. 2009, Gruber et al. 2010, Rossi et al. 2006a, Deslauriers et al. 2008). Na severní lokalitě byl vrchol kambiální aktivity zaznamenán až v polovině července (202 DVR). Nicméně toto není pravděpodobně skutečný vrchol, ale výsledek nedostatku kvalitně zpracovaných vzorků ze začátku vegetační sezóny. Z tohoto důvodu tento výsledek nebudu brát dále v úvahu. Maximální počet buněk byl na jižním svahu 10 a na severním 12 kambiálních buněk, podobně výsledky zaznamenali na alpských lokalitách (Rossi et al. 2006a, Deslauriers et al. 2008) a na slovinské lokalitě (Gričar & Čufar 2008). Kambiální aktivita v na jižním svahu dolu Bílého Labe skončila v polovině srpna (223 DVR) a na severním svahu na konci července (208 DVR). Konec kambiální aktivity během srpna je velmi častý, s tímto výsledkem se setkali vědci na horských lokalitách Cortina d'Ampezzo (Rossi et al. 2006a), Pokljuka (Gričar & Čufar 2008) a na východních svazích Krušných hor (Bäucker et al. 1998), ale i na severské lokalitě Ruotsinkylä (Mäkinen et al. 2003). Kambiální aktivita trvala na jižním svahu 84 dní a na severním 58 dní. Podobná délka byla zaznamenána na lokalitě Cortina d'Ampezzo u starších stromů nebo v údolí řeky Inn, kde však byla zkrácena vegetační sezóna vlivem pozdních jarních mrazů. Během vegetačního období vzniklo na lokalitě s jižní expozicí 24-80 nových buněk xylému a na lokalitě se severní expozicí 37-90 nových buněk xylému. Mému pozorování se nejvíce blíží výsledky z vysokohorské italské lokality Cinque Torri, kde bylo na smrku ztepilém vytvořeno 60 nových xylémových buněk. Tato lokalita má přibližně stejnou průměrnou roční teplotu vzduchu jako v údolí Bílého Labe (Rossi et al. 2008).

První zvětšující se buňky se objevily na obou zkoumaných lokalitách v polovině května (139 DVR), podobně jako v teplejším údolí řeky Inn v Tyrolsku (Gruber et al. 2010). Při podobných teplotách jako v údolí Bílého Labe se zvětšující se buňky objevily na vysoko položeném masivu Pollino v jižní Itálii (Deslauriers et al. 2008) nebo v nižších polohách lokality Lötschental ve Švýcarsku (Moser et al. 2009). Poslední zvětšující se buňky byly nalezeny na začátku září (250 DVR).



První lignifikující buňky se objevily na lokalitě se severní expozicí na začátku června (159 DVR) a na jižní expozici v polovině června (168 DVR). Podobné výsledky byly opět na švýcarské lokalitě Lötschental, kde byly první lignifikující buňky nejdříve v nižších polohách a až později ve vyšších, zde však vznikaly za vyšších teplot než v údolí Bílého Labe (Moser et al. 2009). Ve stejné době a při stejných teplotách vzduchu vznikly první lignifikující buňky na lokalitě Patscherkofel v Tyrolsku. Tato lokalitě má výrazně teplejší a sušší klima než důl Bílého Labe, ale v roce 2006 v důsledku opožděných jarních mrazů, zde byla vegetační sezóna posunuta (Gruber et al. 2009). Poslední lignifikující buňky byly zaznamenány 6. 9. (250 DVR).

První dospělé buňky byly nalezeny na lokalitě se severní expozicí v polovině června (168 DVR) a na lokalitě s jižní expozicí na konci června (178 DVR). Tyto výsledky poukazují na teplotně průměrné podmínky v tomto období v Krkonoších, neboť na teplejších lokalitách (např. údolí řeky Inn – cca 20 °C) byly první dospělé buňky dříve (Gruber et al. 2010) a na chladnějších a výše položených lokalitách (např. Lötschental – cca 10 °C) později (Moser et al. 2009).

#### *Mikroklimatické podmínky a xylogeneze*

Xylogeneze byly zahájena při průměrných denních teplotách vzduchu 6,6 °C na jižní lokalitě a 11,2 °C na severní lokalitě. Teplota vzduchu na jižní lokalitě byla podobná jako na masivu Pollino, kde se kambialní buňky začaly dělit při průměrných teplotách 8,2 °C (minimálně 5,5 °C a maximálně 11,5 °C, Deslauriers et al. 2008) nebo v komparační studii Rossiho a kolektivu (2008) z 10 různých míst v Evropě a Severní Americe, kde byla zjištěna průměrná teplota pro zahájení xylogeneze 8,4 °C (maximální teplota byla 13,9 °C, minimální teplota byla 4,1 °C). Vyšší teplota při zahájení xylogeneze na severní lokalitě byla způsobena pozdějším zahájením. To bylo pravděpodobně způsobeno delším trváním sněhové pokrývky, která zamezovala ohřátí půdy. Přítomnost sněhové pokrývky je považována za jeden z hlavních faktorů ovlivňujících načasování xylogeneze (Vaganov et al. 1999). Závislost mezi táním sněhu a zahájením xylogeneze byla prokázána na mnoha místech na Sibiři (Kirdyanov et al. 2003). Pokud bychom průměrnou teplotu vzduchu získaly na základě průměru ze tří předchozích dní, dosahovala by teplota na jižním svahu pouze 2 °C. To by odpovídalo teplotám pro zahájení xylogeneze, které udává (Rossi et al. 2007a). Tedy denní teploty vzduchu 2-4 °C a minimální teplotě kmene více než 4 °C. Na severní lokalitě by pak zahájení proběhlo při teplotách 9,3 °C. Ukončení kambialní aktivity na zkoumaných lokalitách proběhlo při průměrných denních teplotách vzduchu 14,4 °C (jižní lokalita) a 10,6 °C (severní lokalita). Teploty

byly opět podobné jako v komparační studii Rossiho a kolektivu (2008), kde byla zaznamenána průměrná denní teplota 13,8 °C (maximálně při 19,6 °C a minimálně při 9,9 °C). Je pravděpodobné, že průměrná desetidenní teplota je více vypovídající než průměrná třídní teplota před odběrem vzorku a to zvláště na začátku vegetačního období, kdy může docházet k výrazným výkyvům teplot.

Kambiální buňky se začaly dělit na jižní lokalitě při teplotách půdy 5,6 °C. Při podobných teplotách půdy také na lokalitě Patscherkofel (Gruber et al. 2009). První zvětšující se buňky se objevily při průměrných teplotách půdy 5,6 °C, první lignifikující buňky při průměrných teplotách půdy 7 °C a první dospělé při průměrných teplotách půdy 10,8 °C. Teploty půdy měřili při výzkumu xylogeneze na rakouských lokalitách Patscherkofel a v údolí řeky Inn v Tyrolsku. Mému pozorování se blížily více hodnoty z horské lokality Patscherkofel, teploty půdy z údolí řeky Inn byly během zahájení jednotlivých fází xylogeneze v průměru vyšší o 2 °C (Gruber et al. 2009, 2010). Teploty ze severní lokality nejsou bohužel známy, ale je pravděpodobné, že na začátku vegetační sezóny by byly výrazně nižší než na jižní lokalitě a to hlavně z důvodu delšího trvání sněhové pokrývky. Toto může být i jeden z důvodů pozdějšího zahájení xylogeneze na severní lokalitě.

Výrazné zvýšení sacího tlaku bylo na jižní lokalitě zaznamenáno v polovině, na konci května, na konci srpna a v polovině září. Snížení dostupnosti vláhy během května mělo vliv na množství kambiálních buněk, neboť jejich počet se mírně snížil. U zvětšujících se buněk nebylo snížení zaznamenáno. Periody sucha na konci srpna a v polovině září už na xylogenezi neměly vliv. Snížení množství nových buněk bylo pozorováno také na jižních svazích údolí řeky Inn z důvodu nedostatku vláhy (Gruber et al. 2010).

Určitý vliv teploty na xylogenezi byl pozorován pouze u kambiálních a zvětšujících se buněk v první polovině vegetačního období. Na jižní lokalitě bylo pozorované zvýšení počtu kambiálních buněk krátce po zvýšení teploty před polovinou května. Během následujícího období počet kambiálních buněk stagnoval a k výraznému zvýšení došlo při zvýšení teploty na konci června. Počet zvětšujících se buněk na téže lokalitě se zvýšil s nárůstem teploty na konci května. Dále byly zaznamenány dva nárůsty počtu zvětšujících se buněk na začátku a v druhé třetině července. Tyto nárůsty byly zaznamenány týden po výrazném zvýšení teploty. Počet kambiálních buněk na severní lokalitě dobře korespondoval s nárůstem teploty vzduchu na konci května. U zvětšujících se buněk na téže lokalitě bylo pozorováno zvýšení počtu přibližně týden po výrazném zvýšení teploty. Konkrétně se jednalo o zvýšení počtu zvětšujících se buněk na začátku a na konci května. Poslední

výrazné zvýšení počtu zvětšujících se buněk nastalo těsně před polovinou července, stejně jako zvýšení teploty. Při zvyšování teploty docházelo k nárůstu počtu kambiálních a zvětšujících se buněk, v některých případech s určitým časovým zpožděním. Podobné výsledky byly zaznamenány na švýcarské lokalitě Lötschental, kde zvýšení teploty vzduchu na jižní i severní lokalitě přineslo zvýšení počtu kambiálních buněk s přibližně týdenním zpožděním. Naopak zvýšení počtu zvětšujících se buněk nastalo stejně jako zvýšení teploty vzduchu (Moser et al. 2009). Na rakouské lokalitě Patscherkofel bylo v prvním roce výzkumu zjištěn shodný nárůst teploty s počtem kambiálních buněk a v druhém roce byl počet buněk opožděný vůči teplotě. Shodný průběh v prvním roce mohl být způsoben výrazným nárůstem teploty během celého měsíce. Maximální počty zvětšujících se buněk v obou letech byly shodné s teplotními vrcholy (Gruber et al. 2009). Z výsledků je patrné, že teplota pravděpodobně hraje významnou roli v načasování a průběhu xylogeneze v první části vegetační sezóny. Tento jev byl pozorován také na horské lokalitě Pollino (Deslauriers et al. 2008) nebo při umělém ohřívání smrku ztepilého (*Picea abies*) ve Slovinsku (Gričar et al. 2006).

#### *Vliv orientace svahu na mikroklimatické podmínky a xylogenezi*

Průměrná teplota vzduchu byla na obou lokalitách téměř stejná i její průběh byl téměř shodný. Pouze na začátku a konci sledovaného období byly zaznamenány menší odchylky. Průměrná teplota vzduchu byla na jižní expozici o 0,1-0,2 °C vyšší. Maximální teplota byla dosažena na jižní lokalitě (29,3 °C) a minimální na severní lokalitě (-3,6 °C). S podobnými výsledky se můžeme setkat v Krkonoších (např. Treml & Banaš 2008), ale i na alpských lokalitách (Rossi et al. 2007a, Moser et al. 2009). Mírně teplejší klima na jižní straně je způsobeno dopadem většího množství slunečního záření a kratším trváním sněhové pokrývky.

Kambiální aktivita začala na jižním svahu o 11 dní dříve (polovina května) než na severním (konec května). Při studiu xylogeneze v oblasti Cortina d'Ampezzo začalo dělení kambiálních buněk také o 1-2 týdny dříve (Rossi et al. 2007a). To potvrzuje fakt, že teplota na jižních svazích je na začátku vegetačního období mírně vyšší než na severních svazích (Geiger et al. 2003 in Bach & Price 2012), a také tam leží nižší vrstva sněhu (Treml & Banaš 2008). První zvětšující se buňky se objevily na obou lokalitách ve stejnou dobu a poslední také. První lignifikující a dospělé buňky se dříve objevily na straně se severní expozicí, na to pravděpodobně nebudou mít vliv klimatické podmínky, protože ty byly na obou lokalitách v tu dobu stejné, ani vlhkost nebyla v té době na jižní straně nízká. Tento rozdíl bude pravděpodobně způsoben kompetičními faktory. Na severně

orientovaném svahu jsou porosty více rozvolněné. Z mého pozorování je zřejmé, že teplota hraje významnou roli pro zahájení kambiální aktivity a pro zvětšování buněk, nikoliv pro ostatní fáze xylogeneze.

## 6. Závěr

Vegetační sezóna v dole Bílého Labe byla srážkově a teplotně průměrná. Během vegetačního období se průměrná teplota vzduchu se pohybovala okolo 11 °C a průměrná teplota půdy byla 9,24 °C. Teplota vzduchu u vzrostného vrcholu a teplota vzduchu ve 2 metrech byla na obou lokalitách velmi podobná, větších rozdílů bylo dosaženo na začátku a konci vegetačního období. V první polovině sledovaného období byly větší rozdíly mezi teplotou vzduchu ve dvou metrech a teplotou vzduchu u vzrostného vrcholu větší na severní lokalitě. Sací potenciál na jižní lokalitě byl po celou dobu poměrně nízký, kromě čtyř výkyvů (polovina května, konec května, konec srpna a polovina září). Zvýšení sacího tlaku na konci května bylo pravděpodobně způsobeno zvýšením teploty a poslední výkyv v polovině září byl z důvodu malého množství srážek.

Klimatická charakteristika obou lokalit byla takřka shodná. Průměrná teplota vzduchu za sledované období byla na jižní straně o 0,1-0,2 °C vyšší. Větší rozdíl v teplotách vzduchu mezi jižní a severní lokalitou byl zaznamenán na začátku a konci vegetačního období.

Xylogeneze byla na jižní lokalitě zahájena dělením buněk v kambiální zóně v polovině května při průměrných teplotách vzduchu kolem 6,6 °C a na severní na konci května při průměrných teplotách 11,2 °C. Tedy při vyšších teplotách než jsou uváděné jako nutné pro zahájení kambiální aktivity. Dělení kambiálních buněk bylo ukončeno na jižní lokalitě v polovině srpna a na severní na konci července. Na jižní lokalitě se kambiální buňky dělily 84 dní a na severní 58 dní. Zvětšující se buňky se objevily na obou lokalitách poprvé v polovině května a poslední na konci srpna, jejich tvorba trvala 101 dní na obou lokalitách. První lignifikující buňky byly nalezeny na lokalitě se severní expozicí na začátku června a na lokalitě s jižní expozicí v polovině června. Lignifikace trvala na jižní lokalitě 82 dní a na severní 91 dní. První dospělé buňky se objevily na severní lokalitě v polovině června a na konci června na jižní lokalitě. Během vegetačního období vzniklo na lokalitě s jižní expozicí 24-80 nových buněk xylému a na lokalitě se severní expozicí 37-90 nových buněk xylému.

Bylo zjištěno, že teplota měla vliv na zahájení a dělení kambiálních a zvětšujících se buněk. Na jižním svahu bylo pozorováno snížení počtu kambiálních buněk vlivem snížení vlhkosti půdy

v druhé polovině května. Další rozdíly ve formování buněk mezi expozicemi byly pravděpodobně způsobeny kompetičními faktory.

## 7. Seznam použité literatury

- ATALAY, I. (2006): The Effects of Mountainous Areas on Biodiversity: A Case Study from the Northern Anatolian Mountains and the Taurus Mountains. *Grazer Schriften der Geographie und Raumforschung* Band 41, s. 17-26
- BACH A. J., PRICE L. (2012): *Mountain Climate in Mountains and people* edited by L. Price, D. Friend and A. Byers, University of California Press, Berkeley 2012, s. 1-95
- BALATKA B., KALVODA J. (2006): Geomorfologické členění reliéfu Čech. *Kartografie Praha*, Praha 2006, s. 79
- BATLLORI E., GUTIÉRREZ E. (2008): Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96, s. 1275-1288
- BÄUCKER E., BUES C. T., VOGEL M. (1998): Radial growth dynamics of spruce (*Picea abies*) measured by micro-cores. *IAWA Journal* 19, s. 301-309
- ČESKÝ HYDROMETEOROLOGICKÝ ÚSTAV: Měsíční staniční data za rok 2012 Pec pod Sněžkou. [cit. 17. 4. 2013]. Dostupné z <http://portal.chmi.cz>
- D'ARRIGO R. D., KAUFMANN R. K., DAVI N., JACOBY G. C., LASKOWSKI CH., MYNEMI R. B., CHERUBINI P. (2004): Thresholds for warming-induced growth decline of elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. *Global Biogeochemical cycles* 18, s. 1-7
- DESLAURIERS A., MORIN H. (2005): Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees* 19, s. 402-408
- DESLAURIERS A., ROSSI S., ANFODILLO T., SARACINO A. (2008): Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiology* 28, s. 863-871
- DICKINSON W. C. (2000): *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt/Academic Press, San Diego 2000, 533 s. (elektronický zdroj UK)
- DUBICKA M., GŁOWICKI B. (2000): Ekoklimat Karkonoszy w przekroju wieloletnim w świetle wskaźników kompleksowych. *Opera Corcontica* 37, s. 55-61
- DÜNISCH O., LEIBEREI R., KOCH G. (2007): Influence of air temperature on the kinetics of tracheid formation in Norway spruce. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft* Nr. 223, s. 77-85
- EEA REPORT (2004): *Impacts of European's changing climate: An indicator-based assessment*. European Environmental Agency, Copenhagen 2004, 100 s.

- EMMER I. M., SEVINK J., FANTA J. (2003): Restoration of forest ecosystems in the Krkonoše national park, Czech Republic. *Opera Corcontica* 40, s. 105-200
- ENGEL Z., ŠOBR M., KŘÍŽEK M. (2003): Mechové jezírko v Krkonoších – fyzickogeografická studie. *Opera Corcontica* 40, s. 201-207
- ENGEL Z. (2007): Late Pleistocene glaciations in the Krkonoše Mountains in Goudie A. S., Kalvoda J.: *Geomorphological Variations*. Nakladatelství P3K, Praha 2007, 407 s.
- FRITTS H. C. (1976): *Tree Rings and Climate*. The Blackburn Press, New Jersey 1976, 567 s.
- GERMINO M. J., SMITH W. K. (2000): Differences in Microsite, Plant Form, and Low Temperature Photoinhibition in Alpine Plants. *Arctic, Antarctic and Alpine research* 32, s. 388-396
- GLEESON S. K., TILMAN D. (1992): Plant allocation and the multiphase limitation hypothesis. *The American Naturalist* 139, s. 315-336
- GRIČAR J., ZUPANČIČ M., ČUFAR K., OVEN P. (2006): Regular cambium activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood Sci Technol* 41, s. 463-475
- GRIČAR J., ČUFAR K. (2008): Seasonal Dynamics of Phloem and Xylem Formation in Silver fir and Norway spruce as Affected by Drought. *Russian Journal of Plant Physiology* 55, s. 538-544
- GRUBER A., BAUMGARTNER D., ZIMMERMANN J., OBERHUBER W. (2009): Temporal dynamics of wood formation in *Pinus cembra* along the alpine treeline and the effect of climate variables. *Trees* 23, s. 623-635
- GRUBER A., STROBL S., VEIT B., OBERHUBER W. (2010): Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology* 30, s. 490-501
- GRYC V., VAVRČÍK H., VICHROVÁ G. (2011): Monitoring of xylem formation in Norway spruce in the Czech republic in 2009. *Wood Research* 56, s. 467-478
- GRYC V., HACURA J., VAVRČÍK H., URBAN J., GEBAUER R. (2012): Monitoring of xylem formation in *Picea abies* under drought stress influence. *Dendrobiology* 67, s. 15-24
- HANČAROVÁ E., PARZÓCH K. (2007): *Hydrologie in Krkonoše – příroda, historie, život*. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- HARSCH M. A., BADER M. Y. (2011): Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography* 20, s. 582-596
- HERRICK G. T., FRIEDLAND A. J. (1991): Winter desiccation and injury of subalpine red spruce. *Tree Physiology* 8, s. 23-36

- HOLTMEIER, F. K. (2003): Mountain timberlines: Ecology, patchiness, and dynamics. Kluwer academic publishers, Dordrecht 2003, 367 s.
- HOLTMEIER, F. K., BROLL, G. (2005): Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14, s. 395-410
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (2007): Climate change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the IPCC. Cambridge University Press 2007, 996 s.
- JENÍK J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha 1961, 412 s.
- JENÍK, J., LOKVENC, T. (1962): Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. *Rozpravy Československé akademie věd* 72, Nakladatelství Československé akademie věd, Praha 1962, 65 s.
- JENÍK J. (1998): Biodiversity of the Hercynian mountains of Central Europe. *Pirineos* 151-152, s. 83-99
- KEELING C. D., CHIN J. F. S., WHORF T. P. (1996): Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO<sub>2</sub> measurements. *Nature* 382, s. 156-149
- KIRDYANOV A., HUGHES M, VAGANOV E., SCHWEINGRUBER F., SILKIN P. (2003): The importance of nearly summer temperature and day of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees* 17, s. 61-69
- KOCIÁNOVÁ, M., SPUSTA, V. (2000): Vliv lavinové aktivity na kolísání horní hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 37, s. 473-480
- KOCIÁNOVÁ M., ŠTURSOVÁ H., VÁŇA J., JANKOVSKÁ J. (2005): Kryogenní kopečky – pounus – ve Skandinávii a v Krkonoších. *Opera Corcontica* 42, s. 31-54
- KÖRNER, CH. (1998): A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115, s. 445-459
- KÖRNER, CH. (2003): *Alpine Plant Life, Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer- Verlag Berlin Heidelberg 2003, 344 s.
- KÖRNER C., PAULSEN J. (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal Biogeography* 31, s. 713–732
- KŘÍŽEK M. (2007): Periglacial landforms above alpine timberline in the High Sudetes in Goudie A. S., Kalvoda J.: *Geomorphological Variations*. Nakladatelství P3K, Praha 2007, 407 s.



- KŘÍŽEK M., TREML V., ENGEL Z. (2008): Zákonitosti prostorového rozšíření periglaciálních tvarů v Krkonoších nad alpínskou hranicí lesa in Štursa J., Knapik R.: Geoekologické problémy Krkonoš. Opera Corcontica 44, s. 67-79
- KUTÍLEK M. (1978): Vodohospodářská pedologie. Státní nakladatelství technické literatury, n. p., Praha 1978, s. 295
- LEONELLI G., PELFINI M., BATTIPAGLIA G., CHERUBINI P. (2009): Site-aspect influence on climate sensitivity over time of high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network. *Climate Change* 96, s. 185-201
- MÄKINEN A., NÖJD P., SARANPÄÄ P. (2003): Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiology* 23, s. 959-968
- McCARTY J. P. (2001): Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology* 15, s. 320-331
- MENZEL A., FABIAN P. (1999). Growing season extended in Europe. *Nature* 397, s. 659
- METELKA L., MRKVICA Z., HALÁSKOVÁ O. (2007): Podnebí in Krkonoše – příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- MOSER L., FONTI P., BÜNTGEN U., ESPER J., LUTERBACHER J., FRANZEN J., FRANK D. (2009): Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps, *Tree Physiology* 30, s. 225-233
- ORIBE Y., FUNADA R., KUBO T. (2003): Relationship between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Picea sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Tree* 17, s. 185-192
- PALLARDY S. G. (2008): *Physiology of woody plants*. Elsevier Amsterdam, Boston 2008, 454 s.
- PARTANEN J., LEINONEN I., REPO T. (2001): Effect of Accumulated Duration of the Light Period on Bud Burst in Norway Spruce (*Picea abies*) of Varying Age. *Silva Fennica* 35, s. 111-117
- PAULSEN, J., KÖRNER, CH. (2001): GIS – analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science* 12, s. 817-824
- PERKINS T. D., ADAMS G. T., KLEIN R. M. (1991): Desiccation or freezing? Mechanisms of winter injury to red spruce foliage. *American Journal of Botany* 78, s. 1207-1217
- PLAMÍNEK J. (2007): *Geologie in Krkonoše – příroda, historie, život*. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.

- PLESNÍK, P. (1971): Horná hranica lesa: Vo Vysokých a v Belanských Tatrách. Vydavateľstvo Slovenskej akademie vied, Bratislava 1971, 240 s.
- PODRÁZSKÝ V., VACEK S., MIKESKA M., BOČEK M., HEJCMAN M. (2007): Půdy in Krkonoše – příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- POŠTA P. (2005): Limnologická studie největšího jezera české části Úpského rašeliniště v Krkonoších. Opera Corcontica 42, s. 55-68
- POTOCKI J., ŠTURSA J. (2007): Historie ochrany přírody v Krkonoších in Krkonoše – příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- QUITT, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. Československá akademie věd, Geografický ústav Brno, Brno 1971, 74 s.
- ROSSI S., DESLAURIERS A., ANFODILLO T., MORIN H., SARACINO A., MOTTA R., BORGHETTI M. (2006a): Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree ring formation with day length. New Phytologist 170, s. 301-310
- ROSSI S., ANFODILLO T., MENARDI R. (2006b): Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. IAWA Journal 27, s. 89-97
- ROSSI S., DESLAURIERS A., ANFODILLO T., CARRER M. (2007a): Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. Oecologia 152, s. 1-12
- ROSSI S., DESLAURIERS A., ANFODILLO T., CARRER M. (2007b): Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. New Phytologist 177, s. 199-208
- ROSSI S., DESLAURIERS A., GRÍČAR J., SEO J. W., RATHGEBER C. B. K., ANFODILLO T., MORIN H., LEVANIC T., OVEN P., JALKANEN R. (2008): Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climate. Global Ecology and Biogeography 17, s. 696-707
- ROSSI S., RATHGEBER C. B. K., DESLAURIERS A. (2009): Comparing needle and shoot phenology with xylem development on free conifer species in Italy. Ann. For. Sci. 66, s. 206 1-8
- ROSSI S., MORIN H., DESLAURIERS A. (2012): Causes and correlations in cambium phenology: towards an integrated framework of xylogenesis. Journal of Experimental Botany 63, s. 2117- 2126
- SEKYRA J., SEKYRA Z. (1995): Recent cryogenic processes in Soukupová L., Kociánová M., Jeník J., Sekyra J. (1995): Arkto-alpínská tundra v Krkonoších (Vysoké Sudety). Opera Corcontica 32, s. 5-88
- SEKYRA J., KOCIÁNOVÁ M., ŠTURSOVÁ H. (2001): Origin and significance of ploughing blocks on Labská louka meadow, western Giant mountains. Opera Corcontica 38, s. 235-248

- SCHWEINGRUBER F. H. (1996): Tree rings and environment: dendroecology. Bern: Paul Haupt 1996, 609 s.
- SCHWEINGRUBER F. H. (2007): Wood structure and environment. Springer Berlin 2007, 279 s.
- SKENE D. S. (1971): The Kinetics of Tracheid Development in *Tsuga canadensis* Carr. and its Relation to Tree Vigour. *Annali di Botanica* 36, s. 179-187
- SOUKUPOVÁ L., KOCIÁNOVÁ M., JENÍK J., SEKYRA J. (1995): Arctic-alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Corcontica* 32, s. 5-88
- SPOMER G. C., SALISBURY F. B. (1968): Eco-physiology of *Juniperus communis* and implications concerning alpine environments. *Bot. Gaz.* 129, s. 33-49
- SPUSTA V., KOCIÁNOVÁ M. (1998): Lavinový katastr v české části Krkonoš v období 1961/62 – 1997/98. *Opera Corcontica* 35, s. 3-205
- SVEINBJÖRNSSON, B. (2000): North American and European Treelines: External Forces and Internal Processes Controlling Position. *Ambio* 29, s. 388-395
- SÝKORA B. (1983): Krkonošský národní park. Státní zemědělské nakladatelství v Praze, Praha 1983, 276 s.
- ŠTURSA, J., JENÍK, J., VÁŇA, J. (2010): Alpínská hranice lesa v Krkonoších a pohoří Abisko. *Opera Corcontica* 47, s. 129-164
- TELEWSKI F. W., LYNCH A. M. (1991): Measuring growth and development of stems. In *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*, edited by Lassoie J. P., Hinckley T. M. CRC Press Boca Raton 2007, 503-555 s.
- THEURILLAT J. P., GUIBAN A. (2001): Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climate change* 50, s. 77-109
- TINNER, W., THEURILLAT, J. P. (2003): Uppermost Limit, Extend, and Fluctuation of the Timberline and Treeline Ecocline in the Swiss Central Alps during the Past 11,500 Years. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35, s. 158-169
- TREML, V. (2000): Horní hranice lesa v Dlouhém dolu v Krkonoších, stav a dynamika. *Opera Corcontica* 37, s. 524-531
- TREML, V., BANAŠ, M. (2000): Alpine timberline in the High Sudetes. *Acta Universitatis Carolinae – Geographica* 35, s. 83-99

- TREML V. (2007): Dynamika alpinské hranice lesa ve Vysokých Sudetech. 198 s., disertační práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze na Katedře fyzické geografie a geoekologie, vedoucí disertační práce Doc. RNDr. Zdeněk Lipský, Csc.
- TREML V., BANAŠ M. (2008): The Effect of Exposure on Alpine Treeline Position: a Case Study from Hight Sudets, Czech Republic. *Arcitic, Antarctic and Alpine Research* 40, s. 751-760
- VACEK S., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., SCHWARZ O., SIMON J., BOČEK M. (2006): Lesy a ekosystémy nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš. Lesnická práce, Praha 2006, 112 s.
- VACEK S., SIMON J., MINX T., PODRÁZSKÝ V., BALCAR Z. (2007): Struktura a vývoj lesních ekosystémů v Krkonoších. *Opera Corcontica* 44, s. 453-462
- VACEK, S., JENÍK, J. (2010): Přirozené hřížení buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v ekotonu alpinské hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 47, s. 215-224
- VAGANOV A. E., HUGHES M. K., KIRDYANOV A. V., SCHWEINGRUBER F. H., SILKIN P. P. (1999): Influence of snowfall and melt timing on the tree growth in subarctic Euroasia. *Nature* 400, s. 149-151
- VAGANOV E. A., HUGHES, M. K., SHASHKIN, A. V. (2006): Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. *Ecological Studies* 183, Springer, Heidelberg 2006, 354 s.
- VOTRUBOVÁ O. (2010): Anatomie rostlin. Karolinum Praha 2010, 192 s.
- WEIH M., KARLSSON P. S. (1999): The nitrogen economy of mountain birch seedlings: implications for winter survival. *Journal of Ecology* 87, s. 211-219
- WIESER G., TAUSZ M. (2007): Trees at their Upper Limit. *Treelife Limination at the Alpine Timberline*. *Plant Ecophysiology* 5, Springer, Dordrecht 2007, 232 s.
- WILSON B. F., HOWARD R. A. (1968): A Computer Model For Cambian Activity. *Forest Science* 14, s. 77-90
- ZHANG T., BARRY R. G., GILICHINSKY, D., BYKHOVES S. S., SOROKOVIKOV V. A., JINGPING Y. (2001): An Amplified Signal of Climate Change in Soil Temperatures during the Last Century at Irkutsk, Russia. *Climate Change* 49, s. 41-76
- ZIMMERMANN M. H., BROWN, C. L. (1971): *Trees: Structure and Function*. Springer-Verlag New York 1971, 336 s.

## **8. Seznam zkratk**

AT – Rakousko

CA - Kanada

CZ – Česká republika

DE - Německo

DVR – den v roce

FI - Finsko

CH – Švýcarsko

IT - Itálie

NO - Norsko

SI – Slovinsko

## 9. Přílohy

Tabulka č. 9: Počty buněk na lokalitě Bílé Labe jih

datum	strom	počet kambiálních buněk			průměr	počet zvětšujících se buněk			průměr	vážený průměr	počet lignifikujících buněk			průměr	vážený průměr	počet dospělých buněk			průměr	vážený průměr	počet buněk celkem	počet buněk v předchozím letokruhu
26. 4.	1	4	4	4	4	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		4	16
	2	7	8	7	7,33	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		7,33	49
	3	4	5	6	5	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		5	
	4	5	5	5	5	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		5	34
	5	6	5	7	6	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		6	11
	6	6	7	6	6,33	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		6,33	32
stanoviště					5,61				0	0				0	0				0	0	5,61	
7. 5.	1	4	3	4	3,67	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		3,67	20
	2																		0			
	3																		0			
	4	4	4	5	4,33	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		4,33	24
	5																					
	6	4	4	4	4	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		4	33
stanoviště					4				0	0				0	0				0	0	4	
18. 5.	1																		0			
	2	8	7	11	8,67	2	1	1	1,33		0	0	0	0		0	0	0	0		10	60
	3																					
	4	6	10	11	9	6	3	2	3,67		0	0	0	0		0	0	0	0		12,7	31
	5																					
	6	8	8	6	7,33	2	2	1	1,67		0	0	0	0		0	0	0	0		9	26
stanoviště					8				2,22	1,66				0	0				0	0	9,66	
29. 5.	1																					
	2																					
	3																					
	4																					
	5																					
	6	7	6	8	7	7	6	5	6		0	0	0	0		0	0	0	0		13	24
stanoviště					7				6	6				0	0				0	0	13	
7. 6.	1	6	7	6	6,33						0	0	0	0		0	0	0	0		6,33	16
	2																					
	3																				6,67	
	4	7	7	6	6,67																	26
	5																					
	6																					
stanoviště					6,5									0	0				0	0	6,5	
16. 6.	1																					
	2																					
	3																					
	4	6	8	8	7,33	9	11	8	9,33		4	4	3	3,67		0	0	0	0		20,4	34
	5																					
	6	8	8	6	7,33	3	4	5	4		4	3	1	2,67		0	0	0	0		14	22
stanoviště					7,33				6,67	7,24				3,17	3,27				0	0	17,8	
26. 6.	1	9	9	8	8,67	3	3	8	4,67		7	6	5	6		0	0	1	0,33		19,7	22
	2	12	14	12	12,7	10	6	10	8,67		14	14	12	13,3		2	1	1	1,33		35,7	55
	3	12	13	14	13	10	10	12	10,7		6	9	7	7,33		2	3	3	2,67		33,7	50
	4																					
	5	6	6	4	5,33	6	3	2	3,67		1	3	3	2,33		1	1	1	1		12,3	11
	6	11	11	15	12,3	2	2	2	2		5	6	4	5		1	1	1	1		20,3	23
stanoviště					10,4				5,93	7,45				6,8	7,93				1,27	1,54	27,3	

6. 7.	1	5	8	5	6	3	3	3	3		5	8	8	7		1	2	1	1,33		17,3	17
	2	16	14	15	15	7	12	7	8,67		13	13	13	13		12	10	13	11,7		48,4	57
	3	13	8	12	11	10	14	10	11,3		14	12	14	13,3		5	5	6	5,33		39,6	51
	4	10	13	10	11	6	8	5	6,33		21	22	18	20,3		3	4	1	2,67		40	40
	5										8	6	8	7,33		1	1	1	1			15
	6	7	10	8	8,33	4	5	6	5		11	12	14	12,3		1	2	2	1,67		27	25
stanoviště					10,3				6,87	10				12,2	13,5				4,53	5,49		
stanoviště *					10,3					10					13,8					5,84	39,9	
12. 7.	1	7	5	5	5,67	5	5	4	4,67		8	6	9	7,67		1	3	2	2		20	20
	2	14	12	13	13	9	9	10	9,33		13	15	15	14,3		15	12	14	13,7		50,3	56
	3	8	9	8	8,33	8	6	6	6,67		16	20	21	19		6	6	5	5,67		39,7	50
	4	7	7	7	7	8	7	7	7,33		13	15	15	14,3		3	5	4	4		32,7	28
	5																					
	6	8	8	7	7,67	5	5	5	5		14	11	11	12		5	7	7	6,33		31	28
stanoviště					8,33				6,6	7,11				13,5	14,4				6,33	7,58	37	
20. 7.	1																					
	2	12	11	14	12,3	10	10	11	10,3		21	27	26	24,7		16	10	12	12,7		60	56
	3	7	8	9	8	8	8	9	8,33		20	20	23	21		7	12	8	9		46,3	47
	4	8	11	6	8,33	10	8	10	9,33		23	22	13	19,3		5	3	5	4,33		41,3	33
	5																					
	6	7	8	8	7,67	8	6	6	6,67		10	9	11	10		9	7	7	7,67		32	29
stanoviště					9,08				8,67	8,92				18,8	20				8,42	9,09	47,1	
26. 7.	1																					
	2	12	7	11	10	7	8	10	8,33		11	10	13	11,3		17	17	22	18,7		48,3	56
	3	7	5	7	6,33	5	5	7	5,67		20	22	20	20,7		10	10	11	10,3		43	55
	4	6	7	7	6,67	6	7	6	6,33		21	21	18	20		6	6	8	6,67		39,7	38
	5	5	6	5	5,33	2	1	1	1,33		8	12	11	10,3		9	8	9	8,67		25,7	16
	6	6	7	6	6,33	1	1	1	1		11	11	12	11,3		8	7	9	8		26,7	26
stanoviště					6,93				4,53	5,58				14,7	15,6				10,5	11,6	40,1	
10. 8.	1	6	5	5	5,33	0	0	0	0		16	13	10	13		10	8	12	10		28,3	18
	2	7	6	4	5,67	1	2	1	1,33		19	19	15	17,7		24	21	27	24		48,7	56
	3																					
	4	2	5	4	3,67	3	3	3	3		11	14	14	13		9	11	11	10,3		30	31
	5																					
	6	5	5	5	5	1	1	2	1,33		13	13	14	13,3		12	11	9	10,7		30,3	28
stanoviště					4,92				1,42	1,54				14,3	15,1				13,8	16,1	37,6	
18. 8.	1	5	5	5	5	1	0	1	0,67		16	13	12	13,7		11	10	10	10,3		29,7	19
	2	6	4	6	5,33	4	4	4	4		9	10	15	11,3		42	40	35	39		59,7	53
	3																					
	4	6	6	6	6	0	1	0	0,33		14	17	9	13,3		13	13	14	13,3		33	28
	5	6	5	4	5	0	0	1	0,33		9	10	10	9,67		9	10	11	10		25	15
	6																					
stanoviště					5,33				1,33	1,48				12	11,8				18,2	24,2	43	
27. 8.	1	7	7	5	6,33	1	0	1	0,67		10	11	10	10,3		17	15	16	16		33,3	18
	2																					
	3	7	6	6	6,33	1	1	0	0,67		17	16	19	17,3		35	35	43	37,7		62	49
	4	7	6	6	6,33	1	1	0	0,67		12	10	11	11		18	16	17	17		35	29
	5																					
	6	5	6	4	5	0	0	1	0,33		12	8	11	10,3		15	16	16	15,7		31,3	22
stanoviště					6				0,58	0,6				12,3	13,2				21,6	25,2	44,8	
6. 9.	1	7	7	6	6,67	0	0	0	0		10	12	10	10,7		19	18	17	18		35,3	19
	2	7	7	5	6,33	0	0	0	0		7	9	9	8,33		71	58	66	65		79,7	55
	3	5	4	5	4,67	0	0	0	0		6	8	7	7		41	35	46	40,7		52,3	40
	4	7	5	6	6	0	0	0	0		6	7	6	6,33		23	27	26	25,3		37,7	37
	5	5	5	6	5,33	0	0	0	0													
	6	7	5	5	5,67	0	0	0	0		6	10	8	8		41	39	43	41		54,7	27
stanoviště					5,78				0,0	0,0				8,07	7,83				31,7	42,6		
stanoviště *					5,87					0					7,8					42,6	56,3	
16.9.	1	6	5	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	18	21	19		24	13
	2	6	6	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	67	67	68		44	55
	3	6	6	5	5,67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	47	51	49,7		55,4	54
	4	4	5	4	4,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	40	42	42		46,3	37
	5															18	16	17	17			12
	6	6	5	6	5,67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	27	30	29,7		35,4	37
stanoviště					5,33				0					0					37,6	40		
stanoviště *					5,33					0					0					47,6	52,9	

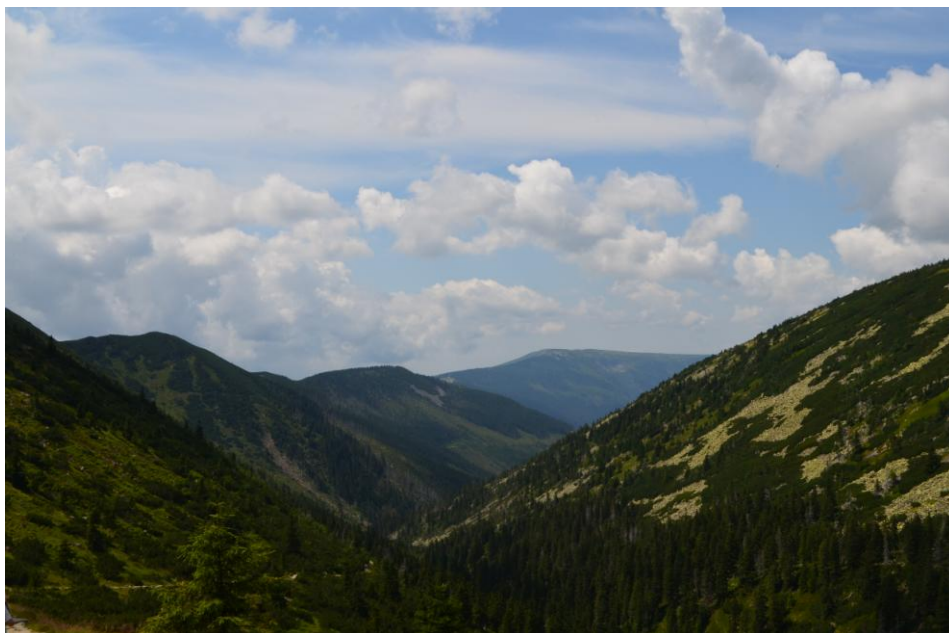
Tabulka č 10: Počet buněk na lokalitě Bílé Labe sever

datum	strom	počet kambiálních buněk			průměr	počet zvětšujících se buněk			průměr	vážený průměr	počet lignifikujících buněk			průměr	vážený průměr	počet dospělých buněk			průměr	vážený průměr	počet buněk celkem	počet buněk v předchozím letokruhu
7. 5.	1	6	5	6	5,7	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		5,7	
	2																					
	3	5	6	5	5,3	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		5,3	69
	4	6	6	6	6	0	0	0	0		0	0	0	0		0	0	0	0		6	32
	5																					
	6																					
stanoviště					5,5				0	0				0	0				0	0	5,5	
18. 5.	1																					
	2	7	6	6	6,3						0	0	0	0		0	0	0	0		6,3	55
	3	8	6	6	6,7						0	0	0	0		0	0	0	0		6,7	73
	4																					
	5																					
	6	2	2	2	2	2	2	1	1,67		0	0	0	0		0	0	0	0		3,67	18
stanoviště					5				1,7	1,67				0	0				0	0	6,7	
29. 5.	1	8	10	10	9,3	9	9	13	10,3		0	0	0	0		0	0	0	0		19,6	78
	2																					
	3	10	9	10	9,7	9	8	8	8,33		0	0	0	0		0	0	0	0		18	80
	4	11	10	11	11						0	0	0	0		0	0	0	0			36
	5	10	12	11	11	11	10	11	10,7		0	0	0	0		0	0	0	0		21,7	27
	6																					
stanoviště					10				9,78	9,51				0	0				0	0	19,8	
7. 6.	1	14	12	11	12	11	11	11	11		0	0	0	0		0	0	0	0		23	65
	2	11	6	9	8,7	14	12	12	12,7		6	6	7	6,33		0	0	0	0		27,7	68
	3	8	9	9	8,7	18	14	16	16		0	0	0	0		0	0	0	0		24,7	68
	4					8	9	9	8,67		0	0	0	0		0	0	0	0			26
	5																					
	6																					
stanoviště					9,9				12,1	12,6				1,58	1,9				0	0		
stanoviště *					9,9					13,1					2,14						25,1	
16. 6.	1	13	11	13	12	8	7	10	8,33		0	0	0	0		0	0	0	0		20,3	74
	2																					
	3	18	16	17	17	8	9	11	9,33		9	11	6	8,67		1	1	0	0,67		35,7	77
	4	5	8	6	6,3	11	10	6	9		3	3	3	3		0	0	0	0		18,3	28
	5	8	9	7	8	7	7	11	8,33		3	5	4	4		0	0	0	0		20,3	26
	6	6	7	6	6,3	5	6	4	5		0	0	0	0		0	0	0	0		11,3	14
stanoviště					10				8	8,55				3,13	3,91				0,13	0,24	21,3	
26. 6.	1	12	14	11	12	12	12	13	12,3													74
	2	9	7	8	8	7	8	6	7		13	14	13	13,3		3	2	1	2		30,3	56
	3	7	7	7	7	13	10	14	12,3		17	18	18	17,7		3	2	1	2		39	80
	4																					
	5																					
	6	5	4	6	5	5	5	5	5		2	3	2	2,33		1	0	1	0,67		13	15
stanoviště					8,1				9,17	10,5				11,1	14,5				1,56	1,87		
stanoviště *					6,6					9,61					14,5					1,87	32,6	
6. 7.	1	10	10	17	12	15	13	14	14		21	24	23	22,7		7	8	7	7,33		56	74
	2	10	13	13	12	8	8	9	8,33													58
	3	6	6	6	6	10	13	13	12		16	16	20	17,3		12	13	15	13,3		48,6	72
	4	6	9	8	7,7	6	7	5	6		10	11	8	9,67		5	4	4	4,33		27,7	33
	5	4	5	5	4,7	7	9	6	7,33		11	12	15	12,7		5	2	3	3,33		28,1	22
	6	8	7	9	8	5	4	4	4,33		4	4	4	4		1	1	1	1		17,3	14
stanoviště					8,4				8,67	6,85				13,3	16,5				5,87	8,05		
stanoviště *					7,7					10,8					16,5					8,05	43	



12. 7.	1																			
	2																			
	3	9	13	8	10	17	15	18	16,7		14	20	13	15,7		19	15	19	17,7	60,1 73
	4	6	7	6	6,3	9	8	7	8		10	12	14	12		8	6	4	6	32,3 30
	5																			
	6	7	7	5	6,3	6	6	7	6,33		7	7	8	7,33		1	1	2	1,33	36,6 16
stanoviště					7,6				10,3	13,1				11,7	13,6				8,33	12,6 46,9
20. 7.	1																			
	2																			
	3	13	18	12	14	11	11	12	11,3		24	30	32	28,7		22	25	21	22,7	76,7 73
	4	9	9	9	9	7	7	6	6,67		9	11	10	10		12	9	15	12	37,7 30
	5																			
	6																			
stanoviště					12				9	9,95				19,3	23,3				17,3	19,6 64,8
26. 7.	1																			
	2	9	14	12	12	9	8	9	8,67		24	29	21	24,7		30	27	33	30	75,4 56
	3	7	5	7	6,3	5	5	7	5,67		24	33	20	25,7		42	33	34	36,3	75 55
	4	6	7	7	6,7	6	7	6	6,33		12	11	13	12		15	14	13	14	39 38
	5	6	7	6	6,3	1	1	1	1		11	11	12	11,3		8	7	9	8	26,6 26
	6	5	6	5	5,3	2	1	1	1,33		8	12	11	10,3		9	8	9	8,67	25,6 16
stanoviště					7,3				4,6	5,68				16,8	19,4				19,4	23,9 56,3
10. 8.	1	6	9	8	7,7	7	3	4	4,67		15	21	19	18,3		59	46	46	50,3	80,9 80
	2																			
	3	6	8	8	7,3	5	5	3	4,33		32	31	38	33,7		54	50	48	50,7	96 78
	4																			
	5	4	6	5	5	0	0	0	0		10	9	9	9,33		13	12	14	13	27,3 27
	6	4	2	5	3,7	1	1	0	0,67		13	12	17	14		13	14	12	13	31,4 20
stanoviště					5,9				2,42	3,54				18,8	21,4				31,8	41,9 72,7
18. 8.	1	7	6	6	6,3	3	6	7	5,33		10	15	18	14,3		55	60	50	55	80,9 74
	2	7	8	6	7	1	1	2	1,33		14	17	20	17		51	51	43	48,3	73,6 58
	3	6	8	9	7,7	5	6	4	5		23	22	21	22		55	56	57	56	90,7 73
	4	6	4	5	5	1	0	1	0,67		21	23	25	23		21	21	21	21	49,7 31
	5	6	6	7	6,3	0	0	0	0		8	7	6	7		15	15	14	14,7	28 27
	6	6	6	5	5,7	0	0	0	0		12	11	11	11,3		8	9	12	9,67	26,7 17
stanoviště					6,3				2,06	3,1				15,8	16,9				34,1	43,5 69,8
27. 8.	1	5	5	6	5,3	0	0	0	0		14	16	15	15		61	50	60	57	77,3 74
	2																			
	3	5	5	4	4,7	0	0	1	0,33		21	18	20	19,7						73
	4	5	5	4	4,7	0	0	0	0		12	14	13	13		24	22	21	22,3	40 33
	5	7	4	6	5,7	0	0	0	0		7	12	8	9		18	21	20	19,7	34,4 26
	6	5	6	4	5	0	0	1	0,33		12	8	11	10,3		17	17	16	16,7	32,3 13
stanoviště					5,1				0,13	0,13				13,4	15,3				28,9	38,9
stanoviště *					5,2					0,03					13,1					38,9 57,2
6. 9.	1																			
	2	8	8	8	8	0	0	0	0		18	20	19	19		55	56	54	55	82 53
	3	6	4	7	5,7	0	1	1	0,67		21	20	19	20		58	57	63	59,3	85,7 74
	4	5	4	5	4,7	0	0	0	0		13	18	15	15,3		34	32	35	33,7	53,7 37
	5	5	6	4	5	0	0	0	0		5	6	6	5,67		28	29	23	26,7	37,4 33
	6	4	5	6	5	0	0	0	0		7	6	6	6,33		26	21	28	25	36,3 14
stanoviště					5,7				0,13	0,23				13,3	15,8				39,9	46,4 68,1
16.9.	1																			
	2																			
	3	6	5	6	5,7	0	0	0	0		0	0	0	0						
	4	6	5	5	5,3	0	0	0	0		0	0	0	0		45	41	45	43,7	49 34
	5					0	0	0	0		0	0	0	0		25	21	24	23,3	33
	6	4	4	4	4	0	0	0	0		0	0	0	0		35	33	30	32,7	36,7 18
stanoviště					5				0					0					33,2	33,5
stanoviště *					4,7					0					0					39,9 42,9

*Poznámka: Prázdná místa v tabulce značí, že na tomto vzorku buňky nebylo možné spočítat. „Stanoviště“ znamená průměr buněk za celé stanoviště. „Stanoviště \*“ znamená průměr buněk za celé stanoviště pouze z těch stromů, u kterých byly zjištěny počty všech druhů buněk. Tato položka byla použita pro graf kumulativního počtu buněk.*



*Obrázek č. 24: důl Bílého Labe pohled k západu*



*Obrázek č. 25: důl Bílého Labe jižní expozice (žlutý kruh – jižní lokalita)*





Obrázek č. 26: důl Bílého Labe jižní expozice



Obrázek č. 27: důl Bílého Labe severní expozice (žlutý kruh – severní lokalita)